







BIBLIOTHEK DES ARZTES.
EINE SAMMLUNG MEDICINISCHER LEHRBÜCHER
FÜR STUDIRENDE UND PRAKTIKER.

LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE

DES THIERISCHEN ORGANISMUS,

IM SPECIELLEN

DES MENSCHEN.

VON

DR. JULIUS BERNSTEIN,
PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT HALLE.

MIT 271 IN DEN TEXT EINGEDRUCKTEN ABBILDUNGEN.



STUTTGART.
VERLAG VON FERDINAND ENKE.
1894.

Baginsky, Doc. Dr. A., **Handbuch der Schulhygiene** zum Gebrauch für Aerzte, Sanitätsbeamte, Lehrer, Schulvorstände und Techniker. Zweite vollständig umgearbeitete und vielfach vermehrte Auflage. Mit 104 Holzschnitten. gr. 8. 1883. geh. 14 M.

Biedert, Dr. Ph., **Lehrbuch der Kinderkrankheiten** auf Grund von Prof. Dr. A. Vogel's Lehrbuch ganz neu bearbeitet. Elfte sehr vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 2 lithogr. Tafeln und 60 Holzschnitten. gr. 8. 1894. geh. 15 M.

Bied … ıgsalter und die … und gemeinver- … arbeitete Auf- … 4 M. 80.

Bor … m Gebrauche für … 892. geh. 3 M.

Bra … d praktische An- … 19 Holzschnitten. … 4 M.

Dis … Ein Compendium … 92. geh. 3 M.

Ei… s Menschen. Ein … lungen. 8. 1893. … 7 M.

Fe … logie des Wochen- … it 50 Holzschnitten. … 6 M.

Fi … Kinderkrankheiten. … von A. Hippius. gr. 8. 1892. geh. 10 M.

Fischer, Dr. Bernh., **Lehrbuch der Chemie für Mediciner.** Unter Zugrundelegung des „Arzneibuches für das Deutsche Reich“. Mit 46 in den Text gedruckten Abbildungen. gr. 8. 1892. geh. 14 M.

Forel, Prof. Dr. A., **Der Hypnotismus,** seine psychophysiologische, medicinische, strafrechtliche Bedeutung und seine Handhabung. Zweite umgearb. u. vermehrte Aufl. gr. 8. 1891. geh. 4 M.

Frank, Dr. H., **Grundriss der Chirurgie.** Für Studirende und Aerzte. I. Theil: Die allgemeine Chirurgie. 8. 1893. geh. 6 M.

Gerdes, Dr. E., **Grundriss der pathologischen Anatomie.** Mit 6 Abbildungen. 8. 1893. geh. 6 M.

BIBLIOTHEK DES ARZTES.

EINE SAMMLUNG MEDICINISCHER LEHRBÜCHER

FÜR

STUDIRENDE UND PRAKTIKER.



LEHRBUCH

DER

PHYSIOLOGIE

DES THIERISCHEN ORGANISMUS,

IM SPECIELLEN

DES MENSCHEN.

VON

DR. JULIUS BERNSTEIN,

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT HALLE.

MIT 271 IN DEN TEXT EINGEDRUCKTEN ABBILDUNGEN.



STUTTGART.

VERLAG VON FERDINAND ENKE.

1894.

Druck der Union Deutsche Verlagsgesellschaft in Stuttgart.

Vorwort.

Indem ich der Aufforderung nachkam, für die „Bibliothek des Arztes“ ein Lehrbuch der Physiologie zu schreiben, habe ich mich bemüht, in dem vorliegenden Buche dem Leser ein möglichst übersichtliches und zusammenhängendes Bild des gesammten Gegenstandes darzubieten. Zu Gunsten einer solchen Darstellung ist von mir der Mittelweg zwischen einer compendienartigen Kürze und einer umfangreicheren Form der Abfassung eingeschlagen worden. Ich hege den Wunsch, dass dieses Buch sowohl dem Arzte, welcher nicht mehr Gelegenheit hat, nochmals eine Vorlesung über Physiologie zu hören, als auch dem Studirenden der Medicin zum Zwecke der Repetition des in der Vorlesung Gehörten und Gesehenen nützlich sein möge.

Halle a. S., im September 1894.

Julius Bernstein.



Inhaltsverzeichniss.

Einleitung.

3. Capitel.

Die Athmung

10. Capitel.

11. Capitel.

Physiologie der Centralorgane des Nervensystems und ihrer Nerven 474

12. Capitel.

Physiologie der Sinne 556

Anhang.

Einleitung.

„Physiologie“ bedeutet zwar dem Namen nach im Allgemeinen „Naturlehre“, doch versteht man darunter im Besonderen die „Lehre von der Natur der lebenden Wesen, der Pflanzen und Thiere“. Sie beschäftigt sich mit denjenigen Vorgängen, welche in den lebenden Wesen stattfinden, und sucht aus der Beobachtung der Erscheinungen die Ursache derselben zu erforschen.

Die lebenden Wesen oder Körper der Natur hat man im Gegensatze zu den nicht lebenden Körpern mit dem Namen „Organismen“ bezeichnet, weil man in ihnen gewisse unterscheidbare „Organe“, d. h. Werkzeuge, von bestimmter Struktur vorfindet, welche besonderen Zwecken dienen, wie Wurzeln, Blätter, Muskeln, Nerven, Gefässe, Drüsen u. s. w. Selbst bei den niedersten Pflanzen und Thieren lassen sich durch die mikroskopische Beobachtung meist Elementarbestandtheile von bestimmter Struktur unterscheiden. Aber auch wenn das Mikroskop keine Strukturunterschiede mehr erkennen lässt, müssen wir aus mannigfachen Gründen annehmen, dass die Materie der lebenden Körper in ihren kleinsten unsichtbaren Theilchen „organisirt“ ist, d. h. eine andere Constitution besitzt als die Materie der todten Körper.

Ausser ihrer Struktur zeigen die Organismen gewisse physiologische Kennzeichen, welche ihnen vor allen andern Körpern der Natur eigenthümlich sind. Diese Kennzeichen sind folgende allgemeine Lebenserscheinungen, welche allen Arten von Organismen zukommen, soweit wir sie auf der Erdoberfläche kennen: 1. der Stoffwechsel, 2. das Wachsthum, 3. die Fortpflanzung.

Die Physiologie hat die Frage zu behandeln, ob diese Erscheinungen ein charakteristisches Unterscheidungsmerkmal eines lebenden Körpers (Bion) von einem nicht lebenden Körper (Abion) bilden, und ob es in der todten Natur Analoga zu diesen Erscheinungen gebe.

1. Der Stoffwechsel.

Die Existenz der Lebensvorgänge in einem Organismus ist an die Bedingung geknüpft, dass beständig Stoffe aus der Aussenwelt demselben zugeführt und wiederum Stoffe aus dem Innern desselben nach Aussen hin abgegeben werden. Diesen Vorgang nennt man im Allgemeinen „Stoffwechsel“. Es ist daher zur Erhaltung des Lebens

ein dauernder Verkehr der Organismen mit der Umgebung erforderlich. Wird der Stoffwechsel auf kürzere oder längere Zeit unterbrochen, so hören die Lebensvorgänge auf, es tritt Tod des Organismus ein. Der Stoffwechsel besteht aber im Wesentlichen aus einem chemischen Process, welcher in der lebenden Materie der Organismen stattfindet. Die von den Organismen nach Aussen abgegebenen Stoffe, „die Stoffwechselproducte", haben daher eine andere chemische Zusammensetzung als die aufgenommenen. Thiere und Pflanzen bedürfen zum Leben der Aufnahme von Nahrungsstoffen aus der Umgebung und des Verkehrs mit der atmosphärischen Luft durch die Athmung. Je höher entwickelt die Organismen sind, desto abhängiger ist der Bestand des Lebens von der Fortdauer des Stoffwechsels. Die Athmung kann bei Säugethieren und Vögeln nur kurze Zeit ohne Gefährdung des Lebens unterbrochen werden, während Amphibien längere Zeit ohne Luft existiren können. Bei den niedersten Organismen hat man aber beobachtet, dass nach Unterbrechung des Stoffwechsels zwar die Lebenserscheinungen bald sistirt werden, dass sie aber lebensfähig bleiben und unter günstigen Bedingungen wieder ins Leben zurückkehren. Spallanzani beobachtete, dass Räderthierchen, welche auf dem Objectglase des Mikroskops eingetrocknet waren, nach dem Befeuchten ihre Wimperbewegungen wieder aufnahmen. Niedere wirbellose Thiere kann man gefrieren lassen, ohne dass sie, wie es bei höheren Thieren der Fall ist, absterben. Ich habe gelegentlich gesehen, dass Essigälchen (Anguillula), Würmchen, welche im alten Essig sich entwickeln, in der Flüssigkeit bis auf — 10° C. abgekühlt, nach dem Aufthauen wieder lebhafte schlängelnde Bewegungen machten*). Die Bewegungen stellten sich erst bei Zimmertemperatur wieder ein. Es ist ferner bekannt, dass Keime von Pflanzen und niederen Organismen sehr lange Zeit in trockenem Zustande keimfähig bleiben. In den Pyramidengräbern Aegyptens hat man Jahrtausende alte Samenkörner von Pflanzen vorgefunden, welche noch keimfähig waren. Die Keime der niedersten Pilzformen, der Bakterien, schweben längere oder kürzere Zeit in trockenem Zustande in der Luft, um sich in irgend einem passenden Nährmaterial weiter zu entwickeln. In allen diesen Fällen ist in solchen Organismen oder ihren Keimen der Stoffwechsel auf Null reducirt oder auf ein Minimum herabgesetzt. In den höher entwickelten Organismen findet aber bei einer kürzeren oder längeren Unterbrechung des Stoffwechsels eine derartige chemische Zersetzung ihrer lebenden Materie statt, dass auch unter günstigen Bedingungen die Lebenserscheinungen sich nicht wieder einstellen. Wir müssen daher annehmen, dass bei den niedersten Organismen nach Unterbrechung des Stoffwechsels eine solche Zersetzung der lebenden Materie nicht oder nur sehr langsam erfolgt.

Ebenso schädlich wie die Entziehung der Stoffe von Aussen ist für den Bestand des Lebens auch die Retention der Stoffwechselproducte. Dieselben sind zur Unterhaltung der innern chemischen Processe nicht nur untauglich, sondern wirken auch nachtheilig auf den Ablauf derselben ein, wenn sie sich in gewisser Menge anhäufen. Die Kohlen-

*) Der Chemiker R. Pictet giebt in neuester Zeit an, dass es ihm gelungen sei, Thiere auf sehr niedere Temperaturen abzukühlen, ohne dass sie zu Grunde gingen. Fische ertragen eine Abkühlung bis auf — 15°, Frösche bis auf — 28°, Schlangen bis auf — 25° und Schnecken sogar bis auf — 120° C.

säure, der Harnstoff, welche die Thiere durch den Stoffwechsel produciren, müssen beständig aus dem Körper entfernt werden und verhalten sich in grösserer Menge zum Organismus wie Gifte.

Wir können in dem Ablauf des Stoffwechsels im Allgemeinen zwei Akte unterscheiden. Der eine, „die Assimilirung", besteht in der Aufnahme und Anlagerung der Stoffe, der andre, „die Dissimilirung", besteht in der chemischen Zersetzung und Ausscheidung der Stoffe nach Aussen. Doch kann man diese Akte noch in mehrere eintheilen.

In den Körpern der todten Natur, den Abien, findet ein solcher durch Stoffwechsel unterhaltener chemischer Process nicht statt. Auch die geformten anorganischen Körper, die Krystalle, werden im luftleeren Raume in ihrem Bestande nicht gestört; sie bleiben unverändert, wenn nicht äussere Kräfte auf sie einwirken, wie beim Verwittern der Gesteine. Aber man hat mit den Organismen nicht ohne Berechtigung diejenigen Mechanismen verglichen, in welchen durch einen dem Stoffwechsel analogen chemischen Process Kräfte erzeugt werden. In der Dampfmaschine wird durch die Verbrennung von Kohle Wasser in Dampf verwandelt, dessen Spannung Bewegung und Arbeit erzeugt, eine Leistung, welche den thierischen Organismen eigenthümlich ist. Die Kohle, welche die Maschine verbraucht, spielt eine ähnliche Rolle wie die Nahrung, die die Thiere verzehren. Der Sauerstoff der Luft dient in der Maschine wie im thierischen Körper zur Verbrennung des zugeführten Kohlenstoffes, und in beiden entsteht hierdurch Wärme und mechanische Arbeit; auch werden in beiden die Verbrennungsproducte, wie die CO_2, nach Aussen hin entfernt. Die Analogie zwischen einer Maschine, in welcher durch chemischen Process Kraft erzeugt wird, und dem thierischen Organismus ist, wie weiterhin gezeigt werden wird, eine ziemlich weitreichende. Man kann mit gutem Erfolge die einzelnen Maschinentheile gewissen Organen des Thierkörpers vergleichen. Indessen hat diese Analogie schon eine Grenze, wenn wir in Betracht ziehen, dass in einem Organismus die Substanz aller Organe sich mehr oder weniger am Stoffwechsel betheiligt, während die Maschinentheile selbst chemisch ganz unveränderlich bleiben und der chemische Process nur in ihrem Innern vor sich geht. Abgesehen davon aber stimmt der thierische Stoffwechsel mit dem einer Dampfmaschine in der That im Princip wohl überein, und wir werden im Folgenden öfter von dieser Analogie Gebrauch machen.

2. Wachsthum.

An allen Organismen beobachten wir, dass sie von dem Moment ihrer Entstehung bis zu einem gewissen Zeitpunkt an Grösse und Masse zunehmen, d. h. wachsen. Ein solches Wachsthum kann nur darauf beruhen, dass in dieser Periode des Lebens mehr Stoffe von Aussen aufgenommen als nach Aussen abgeschieden werden. Die Grundbedingung des **Wachsthums** ist daher der **Stoffwechsel**. Es finden auch beim Wachsthum geringere oder erheblichere Formveränderungen des Körpers statt; zeitweise kann sich das Wachsthum ohne Massenzunahme auch nur in Formänderungen äussern, wie beim Keimen von Pflanzen, bei der Metamorphose der Thiere. In letzterem Falle findet vornehmlich eine Umlagerung der Stoffe im Körper statt. Immer ist aber der chemische Process des Stoffwechsels in seinen einzelnen Stadien

die Grundursache des Wachsthums. Wir müssen uns vorstellen, dass beim Wachsthum eines Organtheiles die Assimilirung der Stoffe die Dissimilirung derselben an Intensität überwiegt. Doch ist, wie später erörtert werden soll, eine Erklärung für die verschiedenen Formen und Richtungen des Wachsthums durch den chemischen Process allein noch keineswegs gegeben.

Man hat schon in älterer Zeit die Bildung und das Wachsen der Krystalle als eine der Formbildung und dem Wachsen der Organismen analoge Erscheinung angesehen. Wenn man einen Krystall in die gesättigte Lösung seiner Substanz an einem Faden einhängt, so wächst er in derselben unter Bewahrung seiner ihm eigenthümlichen Form. Die Lösung könnte man zwar dem Nährmaterial eines in einer Flüssigkeit gedeihenden Organismus analog setzen, aber es ist klar, dass in diesem Falle kein chemischer Stoffwechselprocess stattfindet, sondern nur eine Anlagerung desselben Stoffes an die Oberfläche des Krystalls. Das ist ein Wachsthum durch Apposition. Hingegen nehmen die Organismen, auch die kleinsten Formen derselben, niemals durch Apposition der Stoffe an ihre Oberfläche an Grösse zu, sondern, wie man sagt, durch Intussusception, d. h. die Stoffe dringen in das Innere der lebenden Substanz des Körpers und seiner Organelemente ein und lagern sich unter chemischer Veränderung ihrer Moleküle an die kleinsten Theilchen der lebenden Substanz an. Der Organismus wächst nicht wie ein Gebäude durch Aneinanderfügen von Bausteinen an und auf die äusseren Oberflächen des Baues, sondern er wächst durch Zwischenschieben neuer kleiner zwischen die schon vorhandenen alten Bausteine.

So wenig demnach an sich das Wachsen der Organismen durch das Wachsen der Krystalle eine Erklärung erfährt, so ist doch die Krystallbildung, der elementarste Form erzeugende Vorgang in der Natur, höchst wahrscheinlich nicht ohne Bedeutung für die Vorgänge des Wachsthums in der organischen Natur. Während man in früherer Zeit Kräfte besonderer Art, wie die Vis formativa und andere, bei den Lebensprocessen wirken liess, geht man jetzt von der Ueberzeugung aus, dass auch in der belebten Natur nur physikalische und chemische Kräfte wirksam sind. Beim Wachsen eines Krystalles haben wir molekulare Anziehungskräfte anzunehmen, welche den Molekülen der Substanz Lage und Richtung geben. Man darf daher auch voraussetzen, dass in der lebenden Substanz neben den chemischen Anziehungen molekulare Anziehungskräfte die Moleküle der aufgenommenen Stoffe ordnen und richten. Von Interesse ist es, dass auch in Organismen Wachsthumsprocesse vorkommen, in welchen neben der Intussusception eine augenscheinliche Apposition vorkommt. Dies ist theilweise der Fall beim Wachsen der Knochen, an welche sich Schichten neuer Substanz um die alte ablagern, und beim Wachsen der Kalkschalen von Weichthieren (Muscheln). Auch hat es sich gezeigt, dass das Gefüge mancher Gebilde (Stärkekörnchen, Muskelfasern) als ein krystallinisches anzusehen ist.

3. Fortpflanzung.

Allen Organismen eigenthümlich ist die Art der Entstehung durch Fortpflanzung. Zu diesem Vorgang giebt es kein Analogon in der todten Natur; derselbe bildet daher das sicherste Kriterium für einen Organismus. Alle Körper, welche die Fähigkeit haben, ihres Gleichen zu erzeugen

oder von ihnen erzeugt sind, sind Organismen. Auf diese Weise lassen sich die kleinsten noch erkennbaren Mikroorganismen von unorganisirten Körnchen unterscheiden. Es giebt zwar Formen, welche nicht fortpflanzungsfähig sind, aber sie sind selbst durch Fortpflanzung entstanden.

Die Fortpflanzung der Organismen ist an sich nichts Anderes als ein in besonderer Richtung vor sich gehender Wachsthumsprocess. Die einfachste Art der Fortpflanzung ist die Theilung eines Organismus in zwei gleichartige Hälften, von denen jede als selbstständiges Individuum weiter wächst. Das Wesentliche dieses Vorganges besteht in einem Wachsen bis zu der Grenze, an welcher die Bedingung für den Zerfall in zwei Theile eintritt. Die inneren Ursachen desselben werden in der Lehre von der Entwicklung (s. 13. Cap.) zu erörtern sein. Eine einfache Art der Fortpflanzung bei Pflanzen und niederen Thieren ist ferner die Knospung. Bei diesem Vorgange wachsen an gewissen Körperstellen Knospen, welche sich zu vollständigen Organismen entwickeln und sich dann als selbstständige Individuen vom mütterlichen Stamm ablösen. Diese Arten der Fortpflanzung sind ungeschlechtliche, sie geschehen nur durch ein elterliches Individuum, doch kommen auch hierbei oft Erscheinungen der Conjugation vor, welche den Uebergang zur geschlechtlichen Zeugung bilden. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung werden zwei verschiedene Keime, ein männlicher, der Same, und ein weiblicher, das Ei, producirt, welche durch Vereinigung, die Befruchtung, ein neues Individuum erzeugen. Die beiden Keime sind, abgesehen vom Hermaphroditismus, bei den Thieren meist auf zwei Geschlechter vertheilt. Auch diese Art der Fortpflanzung ist im Princip nichts Anderes als ein in bestimmter Richtung erfolgender Wachsthumsprocess. Die Keime wachsen zur Zeit der Geschlechtsreife in den Geschlechtsorganen, und nach ihrer Vereinigung geschieht das Wachsthum des befruchteten Eies entweder ausserhalb oder innerhalb des mütterlichen Individuums unter Zufuhr geeigneter Ernährungsstoffe.

Der Stoffwechsel ist mithin auch die Grundbedingung für jede Art von Fortpflanzung.

Es soll hier vorweggenommen werden, was an anderer Stelle zu begründen ist, dass es unter den heutigen Bedingungen auf der Erdoberfläche eine Generatio aequivoca oder spontanea nicht giebt. Alle Untersuchungen hierüber haben zu dem überzeugenden Resultate geführt, dass selbst die niedersten Organismen, die wir kennen, nur aus Organismen durch Fortpflanzung entstehen können. Es giebt also in der That in der unorganisirten Natur kein Analogon zum Fortpflanzungsprocess der Organismen. Indessen ist man nicht berechtigt, hieraus eine unübersteigliche Scheidewand zwischen todter und lebender Natur zu construiren. Denn es muss auf der Erdoberfläche eine Periode gegeben haben, in welcher wegen der hohen Temperatur noch keine Organismen existirt haben konnten. Es muss also einstmals eine Zeit gegeben haben, in welcher eine Biogenese aus leblosem Material stattfand. Bei der weiteren Entwicklung der Organismen zu höheren Formen haben diese sich aber in ihren Eigenschaften so weit von den Körpern der todten Natur entfernt, dass scheinbar eine tiefe Kluft zwischen diesen Reichen der Natur entstanden ist.

Mit den Vorgängen des Stoffwechsels, des Wachsthums und der Fortpflanzung stehen die Formentwicklung und die chemische Zusammensetzung der Organismen im innigsten Zusammenhang. Stoffwechsel und Wachsthum können zwar auch in einer formlosen Masse gedacht werden, doch sind höhere Funktionen eines Organismus ohne Formentwicklungen nicht denkbar.

Morphologische Zusammensetzung der Organismen.

An allen Organismen beobachten wir mittels der mikroskopischen Untersuchung eine im Princip übereinstimmende Struktur. Das primäre Formelement aller Organismen ist die Zelle genannt worden. Dutrochet hat die Zusammensetzung pflanzlicher Gewebe aus Zellen zuerst nachgewiesen; Schleiden hat gezeigt, dass in den Pflanzen sich alle Formelemente aus Zellen entwickeln, und Schwann hat 1838 entdeckt, dass auch im thierischen Organismus die Entwicklung aller Formelemente aus Zellen erfolgt.

Während man Anfangs die Zelle als ein von einer Membran eingeschlossenes Bläschen mit zähflüssigem Inhalt betrachtete, ist man aus den Arbeiten von Hugo v. Mohl über die Pflanzenzelle und denen von Brücke, Max Schultze und Haeckel über die thierische Zelle zu dem Resultate gelangt, dass die Membran nichts Wesentliches an der Zelle ist, sondern dass der Hauptbestandtheil von dem Zellenleibe, der lebenden Substanz, gebildet wird, welchen man mit dem Namen „Protoplasma“ bezeichnet hat. Die Membran ist dagegen ein secundäres Product, welches vom Protoplasma an der Oberfläche gebildet werden kann, aber bei vielen Zellen namentlich im jugendlichen Zustande fehlt. Trotzdem hat man für diese Gebilde den Namen Zelle beibehalten. Das Protoplasma ist eine feinkörnige oder homogene zähe Masse, welche sich im Innern der Zelle in netzförmig mit einander verbundene Stränge ausbreitet. In den Pflanzenzellen sammelt sich oft das Protoplasma an der Wandung der Cellulosemembran als „Primordialschlauch“ (v. Mohl) an. Die Zwischenräume des protoplasmatischen Netzwerkes sind mit der Zellflüssigkeit ausgefüllt, welche man auch das „Paraplasma“ genannt hat. In vielen thierischen Zellen ist eine solche Scheidung in Protoplasma und Paraplasma wohl wegen der Feinheit des Netzwerks noch nicht nachgewiesen. In den meisten Zellen befindet sich ein Kern oder auch mehrere und in diesen ein Kernkörperchen. Beide scheinen eine ähnliche Struktur zu besitzen wie das Protoplasma. Die Kernsubstanz ist in Fäden angeordnet, welche im ruhenden Kern zu einem unregelmässigen Knäuel zusammengewickelt sind. Bei der Theilung der Zellen zeigt der Kern sehr charakteristische Formveränderungen, wobei die Fäden sich in einzelne Schleifen sondern und sich in eigener Weise theilen (s. 13. Cap. A. 1.). Da es Zellenabkömmlinge giebt, bei denen der Kern verschwindet, z. B. den rothen Blutkörperchen der Säuger, und auch niedere Formen ohne nachweisbaren Kern vorhanden zu sein scheinen (was freilich auch bestritten wird), so ist das Protoplasma als der integrirende Bestandtheil der Zelle anzusehen, aus welchem durch Umbildung anderweitige Derivate entstehen können.

Die Zelle ist hiernach als ein begrenztes Körperchen

aus organisirter Materie anzusehen. Die Pflanzenzelle kann in manchen Formen eine ansehnliche Grösse erreichen. Die thierische Zelle ist meistens mikroskopisch klein, nur die Eizellen erreichen bedeutendere Grössen. Der Beweis für die Entstehung und Zusammensetzung aller organischen Formen aus Zellen ist durch die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte geführt worden. Die Untersuchung der niedersten Organismen hat ergeben, dass dieselben als Zellen zu betrachten sind. Man unterscheidet daher einzellige und mehrzellige Organismen. Die einzelligen Organismen (Protisten) stehen auf der niedersten Stufe der Entwicklung zwischen Thier- und Pflanzenreich.

Das lehrreichste Beispiel für einen einzelligen Organismus von mannigfachen Funktionen bieten die Amöben. Sie bestehen aus einem kleinen Klümpchen eines weichen, körnigen Protoplasma, besitzen keine Membran und enthalten meist einen Kern. Doch soll es nach Haeckel auch kernlose Amöben geben. Sie kommen im süssen Wasser und im Meerwasser vor. Die Amöben besitzen die Charaktere eines selbstständigen Organismus, an welchem die Vorgänge des Stoffwechsels, des Wachsthums und der Fortpflanzung durch Theilung stattfinden. Von höchstem Interesse an ihnen sind die Erscheinungen der Contraktilität, die primitivste Art der thierischen Bewegung, welche man daher die amöboide Bewegung genannt hat. Sie verändern ihre Gestalt in sehr mannigfaltiger Weise, indem sie Fortsätze ausstrecken nach allen möglichen Richtungen und dieselben wieder einziehen. Sie sind auf diese Weise im Stande, kleine in der Flüssigkeit suspendirte Partikelchen in ihren Leib aufzunehmen, und ernähren sich ausser durch Aufsaugung von Flüssigkeiten, hierdurch von den Stoffen ihrer Umgebung. Sie sind ferner befähigt, durch Ausstreckung der Fortsätze nach einer bestimmten Richtung und Nachrücken der Leibesmasse in derselben Richtung Lokomotionen auszuführen. Diese Vorgänge der Contraktilität zeigen in ihrem Verhalten grosse Aehnlichkeit mit den Contraktionsvorgängen in den Muskeln höherer Thiere (siehe 9. Cap. B.).

Amöboide Zellen kommen nun in thierischen und auch pflanzlichen Organismen vielfach vor. Unter den niederen Pflanzen zeichnen sich vornehmlich die Schleimpilze (Myxomyceten) dadurch aus, dass im Laufe ihrer Entwicklung amöbenartige Zellen aus ihnen hervorgehen. Ein solcher Schleimpilz, die Lohblüthe, entwickelt sich im Sommer auf der Gerberlohe. Die rundlichen, von Membran eingehüllten Sporen platzen nach Wasseraufnahme, und der heraustretende zähflüssige Inhalt verhält sich wie eine Amöbe. Dieselben kriechen in der Gerberlohe umher, vermehren sich durch Theilung und vereinigen sich in grösserer Menge zu einem sog. Plasmodium, einer gelben, zähen Masse, welche nach Untersuchungen von Kühne dieselben Eigenschaften der Contraktilität besitzt wie die Amöben. Sie bewegt sich kriechend in der Gerberlohe umher, und wenn man sie auf Glasplatten ausbreitet, so kann man ihre durch Reize hervorgerufenen Bewegungen gut beobachten. Das Zusammenfliessen der Amöben zu einem Plasmodium ist als ein Generationsakt, eine Conjugation, anzusehen; nach einiger Zeit hören die Bewegungen auf und es wächst aus der Masse ein Netzwerk haarförmiger Fäden, ein sog. Capillicium, heraus, das aus

länglichen Zellen zusammengesetzt ist. An einzelnen Stellen derselben entwickeln sich rundliche Sporen, welche, von einer derben Membran eingehüllt, als Dauersporen überwintern, um im Sommer den beschriebenen Entwicklungsgang durchzumachen.

Die Eier vieler niederen wirbellosen Thiere besitzen ganz und gar die Natur einer Amöbe, so dass sie von diesen nicht zu unterscheiden sind. Aber auch bei höher entwickelten mehrzelligen Organismen kommen Zellen vor, welche man als amöboide Zellen erkennt. Max Schultze hat nachgewiesen, dass die farblosen Blutkörperchen der Wirbelthiere und alle ihnen ähnlichen Zellen, welche man Leucocyten genannt hat, die Eigenschaft amöboider Zellen haben. Sie sind membranlos, zeigen im lebenden Zustande amöboide Bewegungen, nehmen feine Partikelchen in ihr Inneres auf und vermögen Lokomotionen auszuführen. Die Leucocyten leben in den Flüssigkeiten des Thierkörpers ebenso selbstständig, wie die Amöben im Wasser, sie nehmen Stoffe auf und geben sie ab, sie wachsen und vermehren sich wie jene in ähnlicher Weise.

Aus der Entwicklung der thierischen Organismen lässt sich der Nachweis führen, dass alle Formelemente derselben Zellen sind oder aus ihnen hervorgehen. Das Ei, aus welchem sich alle Thiere entwickeln, ist als eine Zelle erkannt worden. Der Eidotter*) ist das Protoplasma, das Keimbläschen der Kern und der Keimfleck das Kernkörperchen der Eizelle höherer Thiere. Die befruchtete Eizelle hat die Funktionen eines Organismus, sie ernährt sich durch Stoffwechsel, wächst und vermehrt sich durch Theilung (Furchungsprocess). Durch fortgesetzte Theilungen entstehen alle Zellen der Organe aus den Furchungszellen des Eies. Der von Harvey aufgestellte Satz: „Omne vivum ex ovo“ ist von Virchow zu dem Satze erweitert worden: „Omnis cellula e cellula“. Dieser Satz gilt unstreitig für die Zellen aller mehrzelligen thierischen Organismen. Man könnte in dem oben angeführten Beispiele der Myxomyceten einen Widerspruch hiergegen finden, da aus der formlosen Masse des Plasmodiums die Zellen des Capilliciums, die Sporenzelle und Amöbe hervorgehen; aber es ist zu beachten, dass das Plasmodium freie Kerne enthält und dass es nur ein Zwischenzustand ist, welcher die Continuität der Zellform unterbricht. Dieser Zustand erscheint aber desshalb von hohem Interesse, weil er ein Zeugniss dafür ist, dass im Verlaufe der Biogenese einstmals aus formloser lebender Materie sich begrenzte Zellen gebildet haben.

Die Entwicklung der Organismen beruht auf einer fortgesetzten Theilung der Zellen. Bei diesem Vorgange bewahren alle daraus hervorgehenden Zellen die Grundeigenschaften eines Organismus in höherem oder geringerem Maasse, Stoffwechsel, Wachsthum und Fortpflanzung. Brücke hat daher sehr treffend die Zellen „Elementarorganismen“ genannt. Sehr selbstständig verhalten sich in dieser Beziehung die erwähnten amöboiden Zellen, abhängiger vom ganzen Organismus und seinen Theilen sind die festgewachsenen organbildenden Zellen. Bei der Entwicklung findet eine Differenzirung der Zellen statt, indem die-

---

*) Man unterscheidet in manchen Eiern (Vogeleiern u. s. w.), den Bildungsdotter und den Nahrungsdotter. Nur der erstere ist als lebende protoplasmatische Substanz anzusehen (s. 13. Cap. A. 1.).

selben verschiedenartige Beschaffenheit annehmen und dadurch die Fähigkeit erlangen, verschiedenartige Funktionen zu verrichten. Diese Differenzirung geschieht nach dem Princip der Arbeitstheilung. Zellen der einen Art übernehmen die Funktion der Verdauung und Nahrungsaufnahme, andere die Funktion der Sekretion und Ausscheidung, andere wiederum die Funktion der Bewegung und Empfindung. Auch der hoch entwickelte Organismus ist als ein Aggregat von Elementarorganismen anzusehen, deren Stoffwechsel zu einander in einem harmonischen Verhältnisse steht und die in ihrer Existenz mehr oder weniger auf einander angewiesen sind. Auf die Dauer können daher die Zellen höher entwickelter Thiere abgetrennt vom Organismus nicht bestehen, und zwar gehen sie im Allgemeinen um so schneller zu Grunde, je höher entwickelt die Organismen sind. Bei niederen Thieren aber sehen wir, dass abgetrennte Stücke fortexistiren und sich durch Wachsthum zu einem neuen Organismus regeneriren. Abgeschnittene Arme eines Polypen wachsen zu einem neuen Polypen aus.

Die Formen, welche die Zellen bei ihrer Differenzirung in den höheren thierischen Organismen annehmen, sind bekanntlich sehr mannigfaltige. Auch die als Fasern bezeichneten Organelemente, Muskelfasern, glatte und quergestreifte, Nervenfasern, Bindegewebsfasern u. s. w. sind entweder langgestreckte Zellen, Fortsätze derselben oder zusammengewachsene Zellen. Auch die rothen Blutkörperchen sind modificirte Zellen, die nur einen sehr geringen eigenen Stoffwechsel bewahrt haben und die Funktion des Sauerstofftransports für alle übrigen Zellen übernommen haben. Schliesslich erlischt mit dem Sinken des Stoffwechsels die Fähigkeit des Wachsens und der Vermehrung, wie z. B. in den verhornten Zellen der Epidermis und Horngebilde und überhaupt in allen Zellen mit zunehmendem Alter.

Der Gesammtorganismus besteht demnach 1. aus Zellen der verschiedensten Form, welche die Organe zusammensetzen, 2. aus einer Intercellularsubstanz, welche entweder flüssig ist, wie die Blutflüssigkeit, Lymph- und Parenchymflüssigkeit, oder fest, wie die homogenen Grundsubstanzen des Knochens, des Knorpels, des Bindegewebes, welche sich in gequollenem Zustande befinden. Alle Intercellularsubstanzen sind als Ausscheidungsproducte der Zellen anzusehen; sie sind nicht als lebende Substanzen zu betrachten, obgleich sie eine gewisse Struktur zeigen können, z. B. die Lamellen des Knochens u. s. w.

Die chemische Zusammensetzung der Organismen.

Alle Organismen zeigen eine Uebereinstimmung in ihrer chemischen Zusammensetzung. Die in ihnen enthaltenen chemischen Verbindungen, welche man die organischen genannt hat, sind die Verbindungen des Kohlenstoffs mit Wasserstoff, Sauerstoff und Stickstoff. In geringerer Menge kommen in ihnen die unorganischen Verbindungen, Salze u. s. w. vor.

Man findet im Thierkörper folgende chemischen Elemente vor: 1. Nichtmetalle: a) C, H, N, O; b) S, P, Cl, Fl, Si. 2. Metalle: Na, K, Ca, Mg, Fe.

Der Stoffwechsel ist durch die Eigenschaften der C-Verbindungen

bedingt. Die organische Chemie hat gelehrt, welche Constitution diesen Verbindungen zukommt, und dass zwischen den unorganischen und organischen Körpern in ihrer Zusammensetzung keine principielle Verschiedenheit obwaltet. Der organischen Chemie ist es gelungen, die chemische Constitution vieler organischer Verbindungen zu ermitteln, welche in den Organismen vorkommen, und ist bereits bis zum Zucker vorgedrungen. Es unterliegt daher keinem Zweifel, dass sie darin noch weitere Fortschritte machen wird (s. chemische Verbindungen, Anhang).

Unter den C-Verbindungen zeichnen sich besonders einige durch ihre grosse physiologische Bedeutung aus. Dazu gehören vor Allem: 1. die Eiweisskörper, aus C, H, O, N und nur geringer Menge S in hohen Atomzahlen zusammengesetzt. Ihre Constitution ist noch nicht ermittelt, doch kennt man die Constitution einer grossen Zahl ihrer Zersetzungsproducte. Sie bilden den wichtigsten chemischen Bestandtheil der lebenden Substanz in jeglicher Form. Jede Zelle enthält in ihrem Protoplasma mehr oder weniger Eiweiss. Ohne Gegenwart von Eiweiss ist ein Stoffwechselprocess nicht möglich, also auch kein Lebensprocess. Die Eiweisskörper kommen in den verschiedenen Organen in mehrfachen Modificationen vor.

Neben den Eiweisskörpern und eiweissähnlichen Körpern sind 2. einige N-lose Substanzen von Bedeutung, a) die Kohlehydrate Stärke, Zucker u. s. w., b) die Fette.

Die C-Verbindungen sind vermöge ihrer chemischen Eigenschaften besonders dazu geeignet, den Process des Stoffwechsels zu unterhalten. Sie sind gegenüber physikalischen und chemischen Einwirkungen leicht veränderlich. Sie werden schon innerhalb verhältnissmässig niederer Temperaturgrenzen zersetzt und durch den Sauerstoff der Luft leicht oxydirt. Bei ihrer Oxydation an der Luft bilden sie Kohlensäure, CO_2, Wasser, H_2O, und Ammoniak, NH_3 (oder Salpetersäure, NO_3H, bei Gegenwart von Alkalien).

Der chemische Process des Stoffwechsels besteht bei allen thierischen Organismen darin, dass complicirte C-Verbindungen, Eiweisskörper, Kohlehydrate, Fette gespalten und oxydirt werden. Dieser Vorgang lässt sich durch folgende allgemeine Formel ausdrücken:

$$(C, H, N, O) + O = CO_2 + H_2O + CO(NH_2)_2,$$

wobei in den C-Verbindungen mehrfache Atomzahlen anzunehmen sind.

Die C-Verbindungen werden mit der Nahrung aufgenommen, welche entweder aus Producten des Pflanzen- oder aus solchen des Thierreiches besteht. Der O wird aus der atmosphärischen Luft durch die Athmung dem Körper zugeführt. Durch Spaltung und Oxydation entstehen die vollkommenen Verbrennungsproducte, die CO_2 und das H_2O, welche durch die Athmung und Exkretion nach Aussen abgeschieden werden. Der N der C-Verbindungen wird bei den Säugethieren im Harnstoff, $CO(NH_2)_2$, wieder nach Aussen abgegeben. Desshalb ist dieser als Repräsentant der N-haltigen Stoffwechselproducte ausgewählt, deren es mehrere giebt. Diese Körper werden vornehmlich durch den Harn ausgeschieden.

Der thierische Stoffwechsel ist demnach ein Oxydations- und Spaltungsprocess.

In den Pflanzen giebt es einen Stoffwechsel entgegengesetzter Richtung, und zwar findet dieser in der grünen, chlorophyllhaltigen Pflanze statt. Die Pflanzen nehmen aus dem Boden und der Luft Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und Salpetersäure auf und erzeugen aus ihnen unter dem Einflusse des Sonnenlichtes die complicirten C-Verbindungen, die sie in ihren Körpern ablagern, während freierer Sauerstoff von ihnen an die Luft abgegeben wird. Priestley (1774) hat entdeckt, dass die grünen Blätter Sauerstoffgas aushauchen, wenn sie von der Sonne beschienen werden. Bringt man Blätter unter Wasser in ein trichterförmiges Gefäss, dessen Hals oben verschlossen ist und in Wasser umgestülpt wird, so sammelt sich Sauerstoff in Blasen in demselben an. Die Blätter nehmen CO_2 aus der Luft auf und reduciren diese wie das Wasser, das Ammoniak und die Salpetersäure unter Entwicklung von Sauerstoff so, dass die übrigbleibenden Atomgruppen sich zu C-Verbindungen vereinigen. Dieser Vorgang lässt sich ebenfalls durch eine Formel ausdrücken:

$$CO_2 + H_2O + NH_3(NO_3H) = (C, H, N, O) + O.$$

Der pflanzliche Stoffwechsel besteht demnach in einer Reduction und Synthese.

Es entstehen auf diese Weise in der Natur die Eiweissstoffe, die C-Hydrate und Fette, welche den Thieren zur Nahrung dienen. Die Stoffe, welche der Thierkörper erzeugt, werden von den Pflanzen wieder in Nahrungsstoffe umgewandelt. Aus der CO_2, welche die Thiere ausathmen, bereiten die Pflanzen wiederum den zum Leben der Thiere nöthigen Sauerstoff. Es besteht zwischen Pflanzen- und Thierreich ein beständiger Kreislauf der Stoffe, wie J. v. Liebig überzeugend nachgewiesen hat.

Der constante Gehalt der atmosphärischen Luft an O und CO_2 beruht darauf, dass die Pflanzen die von den Thieren erzeugte CO_2 absorbiren und O abscheiden. Es muss demnach die Menge der thierischen und pflanzlichen Organismen auf der Erde in einem constanten Verhältnisse stehen. Im Uebrigen ist es festgestellt, dass das Protoplasma der Pflanzenzelle auch O verbraucht und CO_2 erzeugt wie die Thierzelle; diese Thätigkeit überwiegt in der grünen Pflanze während der Nacht, aber die grüne Pflanze zerlegt im Ganzen bei Weitem mehr CO_2 in O, als sie O verzehrt. Diese Reduction kann die Pflanzenzelle nur vermittels des Chlorophylls unter dem Einfluss des Lichtes ausführen. Die chlorophyllfreien Pflanzen haben nicht die Eigenschaft, CO_2 zu zerlegen und O zu entwickeln, wie z. B. die Classe der Pilze. Diese verzehren vielmehr O und erzeugen CO_2 wie die thierischen Organismen, aber ihr Stoffwechsel ist dem der thierischen Organismen doch nicht gleich, denn sie vermögen aus Ammoniakverbindungen Eiweiss herzustellen, was die thierischen Organismen nicht vermögen. Den C dagegen entnehmen die Pilze aus organischen C-Verbindungen, den Kohlehydraten und anderen. Der Hefepilz gedeiht in einer Flüssigkeit, in welcher Zucker, weinsaures Ammoniak, phosphorsaure und andere Salze enthalten sind. Im Allgemeinen aber gedeihen eine grosse Zahl der zu den Mikroorganismen gehörigen Pilze, die Bakterien, um so besser, je mehr N-haltige organische Substanz ihnen zur Nahrung dargeboten wird, und die parasitischen Bakterien, insbesondere die pathogenen Formen derselben, scheinen ohne Eiweiss nicht existiren zu können.

Demnach findet bei den Pilzen ein Uebergang zu dem thierischen Stoffwechsel statt. Es dürfte daher schwierig sein, nach dem Ablauf des Stoffwechsels eine feste Grenze zwischen Thier- und Pflanzenwelt zu ziehen, und es ist auch von diesem Gesichtspunkte aus die Annahme eines Protistenreiches gerechtfertigt. Dieser Umstand spricht wiederum dafür, dass sich thierische und pflanzliche Organismen aus gemeinsamen Anfängen entwickelt haben.

Constitution der lebenden Materie.

Es ist von Christian Reil (1795) dargelegt worden, dass Form und Mischung der lebenden Materie die Grundbedingungen für ihre Lebenseigenschaften seien. Man stellte sich die lebende Substanz als eine Mischung gewisser organischer und unorganischer Verbindungen vor, etwa wie eine Lösung derselben von mehr oder weniger zähflüssiger Beschaffenheit. Ein Zusammenhang der Formentwicklung mit der chemischen Zusammensetzung war aber hiermit noch nicht gegeben.

Die Annahme einer blossen Mischung differenter chemischer Substanzen in der lebenden Materie genügt nicht, um daraus die Lebenserscheinungen abzuleiten.

In einer Mischung chemisch differenter Substanzen wirken die Moleküle nach allen Richtungen hin mit gleicher Kraft, und daher ist eine Formentwicklung in einer so beschaffenen Masse nicht denkbar. Die mikroskopische Struktur der Zellen spricht vielmehr dafür, dass eine bestimmte Anordnung kleinster Theilchen in ihnen vorhanden ist. Der Botaniker v. Naegeli hat eine Theorie aufgestellt, nach welcher die lebende Substanz, das „Idioplasma", aus sog. Micellen zusammengesetzt ist, welche aus einer Gruppe von mehr oder weniger Molekülen bestehen. Er nimmt an, dass diese Micellen sich wie kleinste Kryställchen verhalten, mit einer Wasserhülle umgeben sind und sich durch Attraktionskräfte in Längsreihen anordnen. Durch Wachsen dieser Längsreihen und durch Gruppirung derselben zu Bündeln und in verschiedenartigen Lagen würden sich die mannigfachsten Formbildungen ableiten lassen. Eine besondere Stütze erfährt diese Theorie durch die eigenthümlichen Gestaltungen, welche man an den Kernen der Zellen bei der Theilung beobachtet hat, die Karyokinese oder Mitose. v. Naegeli fasst nicht das ganze Protoplasma als Idioplasma auf, sondern nur einen Theil desselben, vornehmlich die Kerne der Zellen, die Kerne der Eizelle und die den Kernen gleichwerthigen Samenkörperchen. Das Idioplasma überträgt nach Naegeli und Weismann die erblichen Eigenschaften der Organismen.

Eine etwas andere Anschauung über die Constitution der lebenden Materie vertritt Pflüger, indem er annimmt, dass die Moleküle derselben durch chemisch freie Affinitäten nach gewissen Richtungen hin wachsen und gewissermaassen zu makroskopischen Molekülen sich vergrössern. Die Fibrille einer Nerven- oder Muskelfaser würde nach dieser Vorstellung als ein ungeheures chemisches Molekül zu betrachten sein.

Die Kräfte der todten und lebenden Natur.

Während man in älterer Zeit und noch bis in dieses Jahrhundert den Organismen eine Kraft sui generis, die sog. „Lebenskraft", zuertheilte, vermöge deren die Lebenserscheinungen hervorgerufen werden und welche sich die Kräfte der todten Natur gewissermaassen dienstbar und unterthan machen sollten, ist man seit den Fortschritten der Naturwissenschaft immer mehr und mehr zu der Ueberzeugung gelangt, dass auch alle Lebensprocesse nur nach physikalischen und chemischen Gesetzen vor sich gehen. Es liegt demnach kein Grund vor, anzunehmen, dass bei den Vorgängen des Stoffwechsels, des Wachsthums, sowie der Fortpflanzung andere als physikalische und chemische Processe wirksam sind. Wenn wir auch bisher noch nicht im Stande sind, eine grosse Reihe von physiologischen Vorgängen in ihre physikalischen und chemischen Faktoren zu zerlegen, so darf man doch nicht daran zweifeln, dass sie in letzter Instanz aus einer wenn auch complicirten Combination physischer Processe zusammengesetzt sind. Liesse man in der Physiologie, wie es früher geschehen, metaphysische Vorstellungen und Begriffe zu, so würde wiederum den willkürlichsten Theorien Thür und Thor geöffnet sein. Alle in neuerer Zeit wieder gemachten Versuche, den lebenden Zellen Kräfte besonderer Art zuzuschreiben, welche nach Begriffen der Zweckmässigkeit agiren sollen, müssen daher als der Wissenschaft nachtheilig, entschieden zurückgewiesen werden. Vielmehr ist gegründete Aussicht vorhanden, durch eine weiter schreitende Anwendung der Physik und Chemie in der Physiologie zu einer tieferen Einsicht in die Lebenserscheinungen zu gelangen. Es kann dagegen nicht eingewendet werden, dass wir nie dazu kommen werden, die psychischen Vorgänge, welche an die Funktion des Nervensystems geknüpft sind, zu erklären, denn dies ist nicht Aufgabe der Physiologie; sie beschränkt sich vielmehr nur darauf, die physischen Vorgänge zu ermitteln, welche die Bedingung für das Auftreten psychischer Vorgänge sind (s. 11. Cap. B. 1.).

Ueber die Entstehung von Kräften in der gesammten Natur, insbesondere in den Organismen, herrschten bis in dieses Jahrhundert hinein nur unklare Anschauungen. Man erklärte z. B. die nach dem Tode eintretende Fäulniss daraus, dass nach dem Aufhören der Lebenskraft die chemischen Processe nach den gewöhnlichen Gesetzen der todten Natur vor sich gingen. Man wusste eben nicht, dass Fäulniss nur durch Mikroorganismen erzeugt wird, also auch ein Lebensprocess ist.

Das Gesetz von der Erhaltung der Kraft.

Die Beziehungen der Kräfte zu einander in der todten und lebenden Natur sind erst durch das Gesetz von der Erhaltung der Kraft aufgedeckt worden, welches von Robert Mayer in Heilbronn (1842, Die organische Bewegung, 1845) und unabhängig davon von Helmholtz (Die Erhaltung der Kraft, 1847) aufgestellt worden ist. Dieses Gesetz sagt aus, dass nirgend in der Natur eine spontane Entstehung oder Vernichtung von Kraft stattfindet, dass vielmehr beim Erscheinen

einer Kraft oder beim Verschwinden derselben eine Umwandlung einer Kraftform in eine andere vor sich geht. Die Grössen der verschiedenen Kräfte stehen zu einander in einem bestimmten Aequivalentverhältnisse. Es giebt ferner in der Natur zwei Zustände der verschiedenen Kraftformen: der eine heisst „lebendige Kraft“ oder „kinetische Energie“, der andere heisst „Spannkraft“ oder „potentielle Energie“.

1. Mechanische Kräfte.

Der Begriff der „lebendigen Kraft“ ist aus der Mechanik abgeleitet und bedeutet die in einer bewegten Masse enthaltene Kraftgrösse. Die Spannkraft oder potentielle Energie bedeutet in der Mechanik die in einem gehobenen Gewicht angesammelte Kraftgrösse, während sich dasselbe in Ruhe befindet. Hebt man ein Gewicht auf eine bestimmte Höhe, so nennt man diese Leistung „mechanische Arbeit“, welche der im gehobenen Gewicht enthaltenen Spannkraft gleich ist. Man drückt daher die Grösse der mechanischen Arbeit, sowie der Spannkraft für den gedachten Fall durch das Product $p \,.\, h$ aus, in welchem p das Gewicht und h die Hubhöhe bedeutet. Wenn man nun das Gewicht aus der Höhe h herabfallen lässt, so verwandelt sich die Spannkraft $p \,.\, h$ in lebendige Kraft der Bewegung, deren Grösse aus den Fallgesetzen berechnet werden kann. Ist v die Endgeschwindigkeit nach dem Fallraum h und g die Constante der Gravitation (gleich der Endgeschwindigkeit nach dem Fallraum von 1 Secunde), so ist $v = \sqrt{2 g \,.\, h}$ und $h = \frac{v^2}{2 g}$. Das Gewicht p ist gleich seiner Masse m multiplicirt mit der Constante der Gravitation, also ist:

$$p \,.\, h = m \,.\, g \,.\, \frac{v^2}{2 g} \text{ oder } p h = \frac{m \,.\, v^2}{2}.$$

In dieser Gleichung stellt $p h$ die Grösse der Spannkraft dar und $\frac{m \,.\, v^2}{2}$ die Grösse der aus dieser entstandenen lebendigen Kraft. Diese ist ganz allgemein in jeder bewegten Masse gleich dem halben Product von Masse und dem Quadrat der Geschwindigkeit. An gewissen mechanischen Vorrichtungen lässt sich die Umwandlung von mechanischer Spannkraft in lebendige Kraft oder umgekehrt beobachten. An einem schwingenden Pendel gehen diese Umwandlungen von selbst periodisch vor sich. Wenn das Pendelgewicht auf der einen oder anderen Seite seinen Höhepunkt erreicht hat, befindet es sich in einem Moment in Ruhe und enthält die ganze Kraftmenge im Zustande der Spannkraft. Wenn es aber mit seiner grössten Geschwindigkeit durch die Senkrechte hindurch geht, ist die ganze Kraftmenge in lebendige Kraft umgewandelt. Nehmen wir an, dass seine Bewegung weder durch Reibung noch durch Widerstand vernichtet würde, so würde in jedem Moment die in ihm enthaltene Summe von Spannkraft und lebendiger Kraft ein und dieselbe bleiben. Ganz allgemein lässt sich beweisen, dass in einem geschlossenen System von Massen, welches keine Kraft von Aussen empfängt, noch nach Aussen hin verliert, die Summe von Spannkraft und lebendiger Kraft constant bleibt, welche Bewegungen auch in demselben stattfinden mögen.

Lehrreich für die Vorgänge im Organismus sind die Umwandlungen von Spannkraft in lebendige Kraft durch die Einwirkung einer auslösenden Kraft. Wenn wir ein Gewicht an einer Schnur auf eine Rolle aufgewunden haben, so können wir die Rolle durch einen Sperrhaken feststellen und haben dann eine gewisse Menge mechanischer Spannkraft angesammelt. Lösen wir den Sperrhaken aus, wozu nur eine geringe Kraft erforderlich ist, so verwandelt sich die Spannkraft in lebendige Kraft und kann z. B. ein Uhrwerk oder andere Mechanismen treiben. In diesem Falle halten sich zwei Spannkräfte in einem labilen Zustande das Gleichgewicht, die Schwere des Gewichtes und die Cohäsion der Sperrvorrichtung. Die auslösende Kraft beseitigt das Gleichgewicht der beiden Kräfte und kann sehr gering sein gegenüber der Menge der ausgelösten Kraft. Wenn wir die Sehne eines Bogens gespannt haben oder die Luft in einer Windbüchse comprimirt haben, so ist in der Vorrichtung elastische Spannkraft angesammelt, welche ihren Grund in der Anziehung und Abstossung der Moleküle der Körper hat. Auch in diesen Vorrichtungen ist das Gleichgewicht ein labiles und kann durch einen Fingerdruck gestört werden, welcher die Rolle einer auslösenden Kraft spielt.

Diese Auffassung der Vorgänge lässt sich auf alle anderen Kraftformen in der Natur übertragen.

2. Die Wärme und das Licht.

Die Wärme kann durch Reibung und Stoss zweier Körper, auch durch chemische und elektrische Processe erzeugt werden. Man misst sie in Wärmeeinheiten oder Calorien, d. i. diejenige Wärmemenge, durch welche 1 g Wasser um 1^0 C. erwärmt wird (Grammcalorie). Während man sie früher als einen Stoff angesehen hat, betrachtet man sie jetzt als „lebendige Kraft" einer Bewegung der Moleküle. Sie kann nach einem bestimmten Verhältniss in mechanische Arbeit und diese wieder in Wärme verwandelt werden. Robert Mayer hatte dieses Verhältniss aus den Eigenschaften der Gase berechnet; Joule hat das mechanische Wärmeäquivalent durch Versuche ermittelt, nach denen eine Wärmeeinheit gleich 425 Grammmeter ist. In der Dampfmaschine wird Wärme in mechanische Arbeit verwandelt, indem bei der Expansion des Dampfes im Cylinder eine entsprechende Wärmemenge desselben verschwindet. Nach der kinetischen Wärmetheorie von Krönig und Clausius stellt man sich vor, dass die Wärme in einer Bewegung der Moleküle (oder Atome) besteht. Beim Stoss oder der Reibung verwandelt sich die lebendige Kraft der Massenbewegung in Bewegung der Moleküle. In einem Gase bewegen sich die Moleküle mit grosser Geschwindigkeit in geraden Linien, bis sie gegen einander oder gegen die Wandungen des Raumes stossen und durch ihre Elasticität reflectirt werden. Wenn sich ein Gas unter Druck ausdehnt, so wird mechanische Arbeit geleistet, welche der verschwundenen Wärmemenge äquivalent ist. Es verwandelt sich hierbei die lebendige Kraft der Wärmebewegung in mechanische Arbeit.

Die strahlende Wärme und das Licht erklärt die Physik aus den Schwingungen des Lichtäthers. Die verschiedenen Strahlen des Spektrums unterscheiden sich nur durch die Wellenlänge ihrer Schwin-

gungen resp. ihre Schwingungsdauer. Die lebendige Kraft dieser Schwingungen stammt aus der lebendigen Kraft der Wärmebewegung des strahlenden Körpers. Wird ein Körper erhitzt, so sendet er zuerst dunkle Wärmestrahlen aus, deren Schwingungen zu langsam sind, um unser Auge zu erregen. Bei gewisser Temperatur beginnt er zu leuchten, während die Lichtschwingungen mit steigender Temperatur an Schnelligkeit zunehmen. In dem sichtbaren Theile des Spektrums vom Roth bis zum Violett nimmt die Zahl der Schwingungen von ungefähr 400 bis 600 Billionen in der Secunde zu. Schnellere Schwingungen im Ultraviolett erregen die Netzhaut nur schwach und schliesslich gar nicht mehr, während sie im Stande sind, gewisse chemische Wirkungen zu erzeugen. Fallen Strahlen auf einen schwarzen Körper, so absorbirt er dieselben, d. h. es verwandelt sich die lebendige Kraft der Schwingungen in die Wärmebewegung der Moleküle und der Körper erwärmt sich.

3. Die Elektricität.

Durch Elektricität kann Spannkraft und lebendige Kraft erzeugt werden. Wenn z. B. Elektricität auf den beiden Belegungen einer Leydener Flasche in ruhendem Zustande angesammelt ist, so repräsentirt dieselbe eine gewisse Menge von Spannkraft, vergleichbar der einer Flüssigkeitssäule von gewisser Druckhöhe. Verbindet man die Belegungen durch einen Leiter, so entsteht ein elektrischer Strom, in welchem sich die potentielle elektrische Energie in kinetische Energie umsetzt. Ein elektrischer Strom enthält demnach eine gewisse Menge von lebendiger Kraft, welche in Wärme, Licht oder mechanische Arbeit verwandelt werden kann. Die Umwandlung der elektrischen Energie in mechanische Arbeit geschieht bekanntlich vermittels der magnetischen oder elektrodynamischen Anziehungen und Abstossungen. Wenn ein Elektromagnet, durch dessen Windungen ein Strom fliesst, einen Anker durch Anziehung emporhebt, so nimmt während der Arbeitsleistung die Stromstärke im Kreise ab, indem elektrische Energie in mechanische Arbeit übergeht. Wird der Anker durch eine Kraft abgerissen, so verwandelt sich die hierzu nöthige Menge von mechanischer Arbeit in elektrische Energie, welche in den Windungen des Elektromagneten einen Strom erzeugt. In der dynamoelektrischen Maschine wird mechanische Arbeit in einen elektrischen Strom umgesetzt. Bekanntlich kann in den Thermoketten Wärme und in den galvanischen Ketten chemische in elektrische Energie verwandelt werden.

4. Chemische Kräfte.

Eine sehr wichtige Rolle in der todten und lebenden Natur spielen die chemischen Processe. Es ist bekannt, dass durch chemische Verbindung der Körper Wärme erzeugt wird. Die durch Oxydation der Körper entstehende Wärme nennt man die „Verbrennungswärme“. Man misst dieselbe in Wärmeeinheiten, welche bei der Verbrennung der Gewichteinheit (1 g) eines Körpers entstehen. Bei der Verbrennung von 1 g Kohlenstoff zu Kohlensäure bilden sich z. B. circa 8000 Wärmeeinheiten, bei der Verbrennung von 1 g Wasserstoff zu Wasser circa 34 000 Wärmeeinheiten. Die bei der Verbindung zweier Körper entstehende Wärme, die „Verbindungswärme“, ist daher ganz allgemein

das Maass für die Menge von potentieller chemischer Energie, welche hierbei in kinetische Energie umgesetzt wird. Die chemischen Verbindungen können aber wiederum durch die Wärme in ihre Bestandtheile zerlegt werden, denn es giebt für jede Verbindung eine „Zersetzungstemperatur“, bei welcher eine Dissociation der Atome in den Molekülen eintritt. Diese Temperatur ist cet. par. um so höher, je fester die chemische Bindung ist. Z. B. wird HgO schon durch mässiges Erhitzen in seine Bestandtheile zerlegt; zur Zerlegung der CO_2 oder des H_2O würde eine sehr hohe Temperatur nöthig sein. Daraus geht hervor, dass zur Zersetzung chemischer Verbindungen immer eine gewisse Menge kinetischer Energie erforderlich ist. Aus der mechanischen Wärmetheorie lässt sich demnach der Satz ableiten: „Bei der Trennung einer chemischen Verbindung wird ebensoviel Wärme verbraucht, als bei ihrer Entstehung gebildet wird.“ Die verbrauchte Wärme verwandelt sich hierbei in die potentielle chemische Energie der Bestandtheile.

Die Thermochemie theilt hiernach die chemischen Processe ein in thermogene (thermopositive), bei denen Wärme erzeugt wird, und in thermophthire (thermonegative), bei denen Wärme absorbirt wird. Man nennt die ersteren auch Processe von positiver, die letzteren solche von negativer Wärmetönung.

Die chemische Verbindung zweier Körper geht beim Vermischen derselben unter gewöhnlichen Bedingungen zum Theil von selbst vor sich, z. B. die Oxydation des K oder Na an der Luft, zum Theil ist eine Auslösung der chemischen Spannkräfte hierzu erforderlich. Diese Auslösung kann durch Herstellung einer bestimmten Temperatur geschehen, also durch die Wärmebewegung, oder auch durch Licht, mechanische Erschütterungen und den elektrischen Funken. Ein gutes Beispiel für solche Auslösungen geben die explosiven Vorgänge, welche für die Physiologie ein besonderes Interesse darbieten, weil sie für viele animale Processe ein brauchbares Analogon liefern. Das Knallgas z. B., ein Gemisch von O und H_2, verwandelt sich bei gewöhnlicher Temperatur nicht in Wasser, explodirt aber heftig beim Durchschlagen eines elektrischen Funkens. Das Chlorknallgas explodirt unter dem Einfluss der Lichtstrahlen, das Schiesspulver (C, S, KNO_3) durch einen Funken, der Jodstickstoff (J_3N), das Nitroglycerin ($C_3H_5[O \cdot NO_2]_3$) und das Knallquecksilber ($CN \cdot CHgNO_2$) durch Stoss und Schlag u. s. w. Bei diesen Vorgängen befinden sich die Moleküle der explosiven Substanzen in einem labilen Gleichgewichtszustande, in welchem hemmende Kräfte den Uebergang in den stabilen Zustand verhindern. Eine geringe auslösende Kraft aber ist im Stande, die Hemmung zu schwächen und das Gleichgewicht zu stören.

Die reizbare thierische Materie der Muskeln und Nerven hat insofern eine gewisse Aehnlichkeit mit den explosiven Substanzen, als auch in ihr durch Stoss, Wärme, Licht, Elektricität innere Vorgänge ausgelöst werden.

Die bei den chemischen Processen entstehende Wärme kann unter bestimmten Bedingungen zum Theil in mechanische Arbeit, Elektricität oder Licht umgesetzt werden. Dies geschieht unmittelbar bei den Explosionen in den Schusswaffen, in der Gasmaschine, in den galvanischen Ketten u. s. w.

Die Kräfte der Organismen.

Das Gesetz von der Erhaltung der Kraft ist auch für die Organismen gültig. In den thierischen Organismen werden lebendige Kräfte erzeugt, die in verschiedener Form auftreten. Ein Theil derselben erscheint als Wärme, ein anderer Theil als kinetische Energie der thierischen Bewegung, welche mechanische Arbeit leisten kann, und in einigen Fällen tritt die lebendige Kraft in Form von Elektricität und Licht auf. In den höheren thierischen Organismen wird eine so beträchtliche Wärmemenge erzeugt, dass ihre Temperatur bedeutend höher ist als die der Umgebung. Die thierische Bewegung wird von den Muskeln hervorgebracht; elektrische Ströme entstehen in den elektrischen Organen gewisser Fische, Licht wird in den Leuchtorganen von einigen Käfern und Seethieren entwickelt.

Nach dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft können diese lebendigen Kräfte nur aus Spannkräften entstehen, welche den thierischen Organismen von Aussen zugeführt werden. Die Entstehung der thierischen Wärme ist schon von Lavoisier aus der Oxydation der Nahrungsstoffe erklärt worden. Aber auch die Kraft der thierischen Bewegung, wie die Erzeugung von Elektricität und Licht muss auf dieselbe Kraftquelle zurückgeführt werden. Die chemische Energie, welche in den aufgenommenen Nahrungsstoffen und dem eingeathmeten Sauerstoff enthalten ist, wird in den Organen des lebenden Körpers in kinetische Energie umgesetzt. Ebenso wie die Dampfmaschine oder die Gasmaschine aus chemischer Energie mechanische Arbeit erzeugt, so geschieht dies in analoger, wenn auch verschiedenartiger Weise in den Muskeln. Der chemische Process des Stoffwechsels im thierischen Körper ist ein thermogener. Die Thiere sind demnach Organismen, in welchen potentielle Energie in kinetische umgewandelt wird.

Die Verbrennungswärme der verbrauchten Nahrungsstoffe ist das Maass für alle lebendigen Kräfte, welche im Lebensprocess der Thiere entstehen. Die Organe des thierischen Körpers können als Mechanismen betrachtet werden, in denen diese Umsetzung stattfindet. Dieselbe geht unter den normalen Lebensbedingungen, insbesondere unter der herrschenden Temperatur, theils ohne, theils unter dem Einfluss auslösender Kräfte vor sich, welche als Reize auf den Organismus einwirken. Zu diesen Reizen gehören mechanische, der Schall, ferner das Licht, die Wärme und chemische Einwirkungen.

Zur Unterhaltung des thierischen Stoffwechsels sind aber diejenigen Kohlenstoffverbindungen erforderlich, welche in der chlorophyllhaltigen Pflanze entstehen. Indem diese Pflanzen die organischen Nahrungsstoffe, die Kohlehydrate, die Fette, das Eiweiss aus gesättigten einfachen Verbindungen, der Kohlensäure, dem Wasser und Ammoniak, erzeugen, werden in ihnen chemische Spannkräfte angesammelt, welche in den Kohlenstoffverbindungen und dem ausgeschiedenen Sauerstoff enthalten sind. Diese Thätigkeit vermögen die Pflanzen aber nur unter der Einwirkung des Sonnenlichtes zu verrichten. Die lebendige Kraft der Sonnenwärme wird bei diesem Vorgange in chemische Spannkraft umgesetzt. Die grünen Pflanzen ab-

sorbiren Sonnenstrahlen; der chemische Process der Reduction und Synthese, der in ihnen stattfindet, ist daher ein thermophthirer Process. Zur Bildung einer Kohlenstoffverbindung aus CO_2 und H_2O ist aber gerade soviel Wärme nothwendig, als bei der Verbrennung derselben entsteht. Verbrennt man z. B. einen Baum, so entstehen ebensoviel Wärmemengen, als beim Wachsen desselben aus den Sonnenstrahlen absorbirt wurden. Die Kohlen, welche zur Heizung dienen, enthalten als chemische Spannkraft die Sonnenwärme in sich aufgespeichert, welche die vorweltlichen Pflanzen aus der Sonne aufgenommen haben. Die Kraftquelle für alle in den Organismen auftretenden Energien ist also in letzter Instanz das Sonnenlicht.

Die Annahme anderer Kraftquellen für die Lebensprocesse, sogenannter Lebenskräfte, widerspricht daher dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft. Die Aufgabe der Physiologie besteht vielmehr darin, aus den erkannten Gesetzen der Physik und Chemie die physiologischen Vorgänge zu erklären. Die in den lebenden Zellen vor sich gehenden Processe sind demnach als eine Combination physikalischer und chemischer Processe zu betrachten. Wenn wir auch noch nicht im Stande sind, alle diese Vorgänge aus dem Molekularmechanismus der lebenden Substanz abzuleiten, so liegt doch kein Grund zur Annahme von Kräften sui generis, von sog. Zellkräften, vor, die nichts Anderes bedeuten würden als eine neue Auflage der alten Lebenskraft.

Die Zweckmässigkeit der Organismen.

Man hat lange Zeit die Zweckmässigkeit der Organismen als einen Beweis dafür betrachtet, dass in ihren Lebensprocessen Kräfte anderer Art wirksam sind als in der todten Natur. Es ist aber Charles Darwin (1859) gelungen, durch die von ihm entwickelte Theorie von der natürlichen Zuchtwahl auf naturwissenschaftlichem Wege zu erklären, wie die zweckmässigen Einrichtungen in der lebenden Natur zu Stande kommen.

Die Organismen können ihrer Beschaffenheit nach nur unter gewissen günstigen Bedingungen auf der Erdoberfläche existiren und sich fortpflanzen. Es werden daher überhaupt nur solche Organismen bestehen können, welche die Fähigkeit haben, sich vermöge ihrer Beschaffenheit den äusseren Bedingungen der Existenz anzupassen, andere, welche dies nicht vermögen, werden zu Grunde gehen. Diese Anpassung, welche zweckmässig eingerichtete Organismen schafft, kommt nun durch zwei Faktoren zu Stande, erstens durch das Vermögen der Variabilität und zweitens durch den Kampf ums Dasein. Alle Organismen besitzen die Eigenschaft, innerhalb gewisser Grenzen in Form und Beschaffenheit zu variiren, ein Vorgang, welcher wahrscheinlich auf der beständigen Einwirkung äusserer Kräfte (Reize) auf die wachsende lebende Substanz beruht. Unter den hierdurch entstehenden Variationen sucht gewissermaassen die Natur diejenigen heraus, welche den Kampf ums Dasein siegreich bestehen, d. h. diejenigen, welche den herrschenden Existenzbedingungen am besten angepasst sind. Der Kampf ums Dasein wird von jedem Organismus einerseits gegen die Einflüsse der umgebenden todten Natur, wie gegen die Ein-

flüsse des Klimas u. s. w., als auch gegen andere Organismen geführt, welche als Feinde und Mitbewerber auf dem Gebiete der Verbreitung auftreten. Die natürliche Zuchtwahl hält demnach eine beständige Auslese unter den Organismen, so dass nur diejenigen übrig bleiben, welche den Kampf ums Dasein bestehen. Eine besondere Form dieser Auswahl ist nach Darwin die geschlechtliche Zuchtwahl, welche in einem Kampf der Männchen einer Generation um den Besitz der Weibchen besteht, wodurch diejenigen Männchen zur Fortpflanzung ausgewählt werden, welche am kräftigsten sind. Unter den Vögeln spielt bei der geschlechtlichen Zuchtwahl auch der Farbenschmuck und der Gesang der Männchen eine grosse Rolle.

Die Erhaltung der zweckmässigen Anpassungen bei den Organismen geschieht durch die Vererbung, vermöge deren Eigenschaften und Formen auf die Nachkommen übertragen werden. Dieser Vorgang wirkt der Variabilität entgegen und setzt ihr gewisse Schranken. Daher befestigen sich im Laufe der Generationen die nützlichen Anpassungen mehr und mehr und geben der entstandenen Art den bestimmten ihr eigenthümlichen Charakter.

Von grosser Bedeutung ist es bei der natürlichen Zuchtwahl, dass der Kampf ums Dasein vorzugsweise zwischen Individuen derselben Art und nahe verwandten Varietäten stattfindet, weil sie gleiche Existenzbedingungen haben und daher zwischen ihnen unter dem Einfluss des Klimas, der Witterung, der umgebenden Thier- und Pflanzenwelt, bei der Nahrungssuche, der Fortpflanzung u. s. w. der Wettbewerb am lebhaftesten sein muss. Die Natur wählt diejenigen Individuen unter ihnen zur weiteren Züchtung aus, welche den schädlichen Einflüssen des Klimas am kräftigsten Widerstand leisten, welche am geschicktesten im Aufsuchen der Nahrung, in der Vermeidung von Gefahren und in der Vertheidigung sind. Hierdurch erklärt Darwin die bei der Entwicklung der Organismenreihe entstehende Divergenz der Charaktere. Durch den Kampf ums Dasein zwischen nahestehenden Varietäten werden unter ihnen immer solche zu Grunde gehen, welche die Zwischenglieder zwischen zwei weiter von einander abstehenden Formen bilden, weil sie die Concurrenz nach beiden Seiten zu bestehen haben. Je mehr aber die Charaktere divergiren, desto mehr ändern sich ihre Existenzbedingungen, und desto geringer wird der Wettbewerb zwischen ihnen. Daraus hat Darwin das Schema eines Stammbaumes für die Organismen hergeleitet, welches die Grundlage für eine rationelle Descendenztheorie geliefert hat.

In Fig. I bedeuten die Buchstaben A bis L die Stammarten einer Sippe in ihrem Heimathbezirk in einer weit zurückliegenden Vorzeit, und der Abstand derselben von einander bezeichnet den Grad ihrer Verschiedenheit. Zwei hinreichend von einander verschiedene Arten A und J vermögen sich unter mannigfachen Abzweigungen bei den herrschenden Existenzbedingungen weiter zu entwickeln. Diese Entwicklung ist schematisch in sehr gross gedachte Zeiträume eingetheilt, welche durch die Horizontallinien I bis XIV angedeutet sind. Jeder Zeitraum möge eine ausserordentlich grosse Zahl von Generationen umfassen, was durch die Punktirung der Zweiglinien angegeben ist. In dem ersten Zeitraum hat die Stammart A die beiden Varietäten a^1 und m^1 hervorgebracht, die unter allen möglichen am stärksten divergirten, während

die dazwischen liegenden Formen durch den Kampf ums Dasein untergegangen sind. Dieser Untergang der Zwischenformen ist in dem ganzen Bilde durch Aufhören der Zweiglinien ausgedrückt. Nach demselben Princip sind bis zum *VII.* Zeitraum aus A die beginnenden Arten a^7 bis m^7 entstanden. Von hier ist das Schema bis zum *XIV.* Zeitraum, welcher der Jetztzeit entsprechen möge, abgebrochen gezeichnet. Die Arten a^7, f^7 und m^7 mögen sich bis dahin zu drei ziemlich weit von einander divergirenden Sippen entwickelt haben, welche die Arten a^{14} bis m^{14}

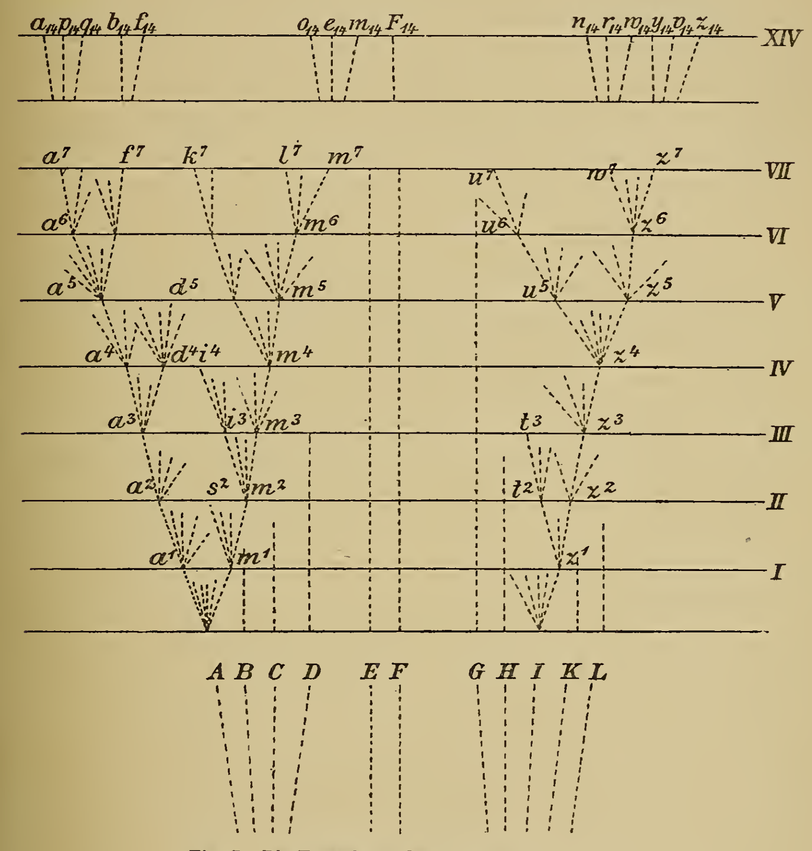


Fig. I. Die Entstehung der Arten nach Darwin.

enthalten. Gleichzeitig ist die Entwicklung der Stammart J vor sich gegangen und hat bis zum *XIV.* Zeitraum zwei Sippen mit den Arten n^{14} bis z^{14} hervorgebracht. Diese entstandenen Sippen der Jetztzeit divergiren nun in ihrem Charakter weit stärker als die Arten A und J der Stammsippe. Von den zwischen A und J befindlichen Stammarten sind die ihnen benachbarten in wenigen Zeiträumen untergegangen, da sie gegen die sich ausbreitenden Formen den Kampf ums Dasein nicht bestehen konnten. Nur die in der Mitte stehenden Stammarten haben sich länger erhalten können, von denen F sich bis zur Jetztzeit fortgepflanzt hat. Solche alten, das Kennzeichen von Zwischenformen

tragenden Sippen sind z. B. unter den Säugethieren die Schnabelthiere, die Beutelthiere (Känguruh). die Zahnlosen (Faulthiere). Die untergegangenen Zwischenformen findet man zahlreich in den Schichten der Erdrinde vor.

Die Entwicklung, welche von *A* bis *L* nach vorwärts dargestellt ist, kann von dort nach rückwärts in derselben Weise fortgesetzt werden und würde demnach zu einem Urorganismus führen, aus welchem sich nach dem Darwin'schen Princip alle Organismen entwickelt haben.

Eine mächtige Stütze der Darwin'schen Theorie sind nicht nur die Thatsachen der Geologie und Paläontologie, sondern auch die Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte (Ontogenie). Die letzteren sind namentlich von Ernst Haeckel in diesem Sinne verwerthet worden. Er hat hieraus den Satz gefolgert: „Die Ontogenie eines Organismus ist eine abgekürzte und modificirte Wiederholung der Stammesgeschichte (Phylogenie)" (s. 13. Cap. A. 2.).

Erstes Capitel.

Das Blut.

---

1. Allgemeines und Morphologisches.

Bedeutung des Blutes. — Bei den niedersten thierischen Organismen findet man nur einen Ernährungssaft vor; bei höher organisirten Thieren sondert sich von diesem in mehr oder weniger geschlossenen Gefässen eine Flüssigkeit ab, welche in denselben circulirt und dann Blut genannt wird. Bei niederen wirbellosen Thieren ist das Gefässsystem aber kein geschlossenes, und die circulirende Blutflüssigkeit unterscheidet sich in ihrer Beschaffenheit noch nicht von der Gewebsflüssigkeit. Bei den Wirbelthieren dagegen ist das Gefässsystem vollkommen geschlossen, und das darin circulirende Blut ist von der Gewebsflüssigkeit und der Lymphe verschieden.

Das Blut der Thiere hat die Bedeutung einer Ernährungsflüssigkeit für alle Organe. Je höher entwickelt der thierische Organismus ist, desto abhängiger ist derselbe in allen einzelnen Organen von der Versorgung mit normalem Blute. Beim Menschen und den warmblütigen Thieren ist daher ein grösserer Blutverlust mit Gefahr des Lebens verbunden.

Farbe des Blutes. — Das Blut der Wirbelthiere besitzt eine rothe Farbe, welche von den rothen Blutkörperchen herrührt. Das Blut der wirbellosen Thiere ist meist ungefärbt, bei Insecten zuweilen gelblich-grünlich bis violett, in einigen Fällen bei Insecten und Ringelwürmern (Regenwürmern) auch roth gefärbt. Doch hängt diese Färbung nicht von der Gegenwart farbiger Körperchen ab. Indessen ist der rothe Farbstoff des Blutes von Regenwürmern und Fliegen derselbe wie der des Wirbelthierblutes, was sich spektroskopisch (s. d. Cap. Hämoglobin) nachweisen lässt.

Morphologische Bestandtheile: 1. Die rothen Blutkörperchen. — In dem Blute schwimmen in grosser Anzahl die Blutkörperchen, welche als zellige Elemente zu betrachten sind.

Die rothen Blutkörperchen sind zuerst von Swammerdam 1658 im Blute des Frosches gesehen worden, dann von Malpighi 1661 im Blute des Igels und schliesslich von van Leeuwenhoeck 1673 im Blute des Menschen. Anfangs hielt man sie für kugelige Gebilde, Hewson (1770) wies aber nach, dass sie eine scheibenförmige Gestalt haben.

Die rothen Blutkörperchen des Menschen und der meisten Säugethiere haben die Gestalt von kreisrunden biconcaven Scheiben mit abgerundetem Rande (s. Fig. 1a *a*). Auf beiden Flächen der Scheibe befindet sich eine flache Vertiefung, die centrale Depression. Vom Rande aus betrachtet zeigt das Blutkörperchen daher einen biscuitförmigen Querschnitt. Die centrale Depression hat man früher als Kern gedeutet, ein solcher lässt sich aber nicht nachweisen. Von der Fläche gesehen erscheint bei hoher Einstellung des Mikroskops der Rand hell, die Mitte dunkel; bei tieferer Einstellung desselben ist der Rand dunkel und die Mitte hell, was sich aus der Lichtbrechung an den concaven Flächen des Körperchens erklärt. Die Blutkörperchen der Säugethiere haben verschiedene Grösse, welche zwischen $^1/_{120}$ bis $^1/_{200}$ mm schwankt. Die Blutkörperchen des Menschen gehören zu den grösseren und besitzen einen Durchmesser von etwa $^1/_{125}$ mm (0,008 mm) (Welcker); nur die des indischen Elephanten und des Faulthiers sind

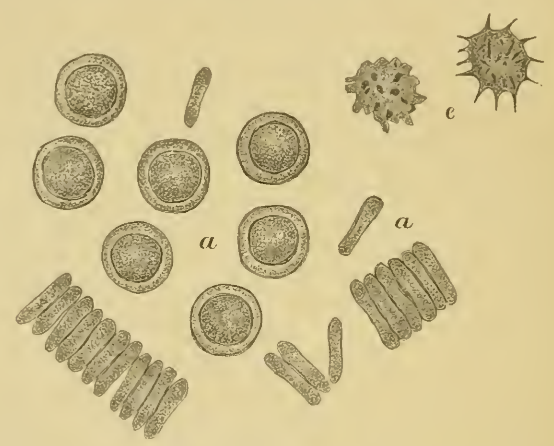


Fig. 1a. Rothe Blutkörperchen des Menschen; *a* frische, *e* geschrumpfte (Stechapfel- und Maulbeerform), nach Rollett.

etwas grösser, die des Affen fast ebenso gross. Die Blutkörperchen aller übrigen Säugethiere sind erheblich kleiner, so dass man sie im frischen Zustande von denen des Menschen durch Messung unterscheiden kann. Die kleinsten Blutkörperchen finden sich beim Moschusthierchen. Die Dicke der menschlichen Blutkörperchen beträgt am Rande 0,002 mm. Beim Kameel und beim Lama haben die Blutkörperchen eine elliptische Gestalt.

Die rothen Blutkörperchen der Vögel sind elliptische Scheiben mit ziemlich scharfem Rande. Sie enthalten einen grossen ovalen Kern, welcher über die Flächen der Scheibe etwas prominirt (s. Fig. 1b). Sie sind bedeutend grösser als die der Säugethiere, ihr Längsdurchmesser schwankt zwischen $^1/_{59}$—$^1/_{105}$ mm (Milne Edwards). Die rothen Blutkörperchen der Amphibien (Fig. 1c) sind grosse ovale Scheiben von $^1/_{10}$—$^1/_{20}$ mm Durchmesser und abgerundetem Rande. Sie enthalten einen grossen, ebenfalls etwas hervorragenden Kern.

Das Verhalten der Blutkörperchen lässt sich erst genauer untersuchen, wenn sie dem lebenden Körper entnommen sind. Man bemerkt

mit dem Mikroskop, dass in einem frischen Tropfen Blut sich die rothen Blutkörperchen zu geldrollenartigen Säulen aneinanderlegen (s. Fig. 1a *a*). Die Ursache dieser Erscheinung ist nicht genügend bekannt; im circulirenden Blute tritt sie nicht auf, auch in dem in Blutgefässen stagnirenden Blute ist sie nicht constatirt. Hat man das Blut durch Schlagen defibrinirt, so findet meist die Geldrollenbildung nicht mehr statt. Dieselbe scheint daher entweder mit der Gerinnung zusammenzuhängen oder rührt von unbekannten Vorgängen her, die unmittelbar nach der Entleerung aus den Gefässen an den rothen Blutkörperchen stattfinden.

Die rothen Blutkörperchen besitzen keine Membran. Sie bestehen im frischen Zustande aus einer homogenen Substanz, welche eine etwa gallertartige Consistenz hat. Vermöge ihrer Elasticität bewahren sie ihre gegebene Gestalt, wenn sie durch Druck verbogen oder gedehnt worden sind. Im Blutstrom sieht man sie durch enge Capillaren hindurchschlüpfen, indem sie sich dabei in die Länge ausziehen. Rollett schloss die Blutkörperchen in eine Leimmasse ein und sah in

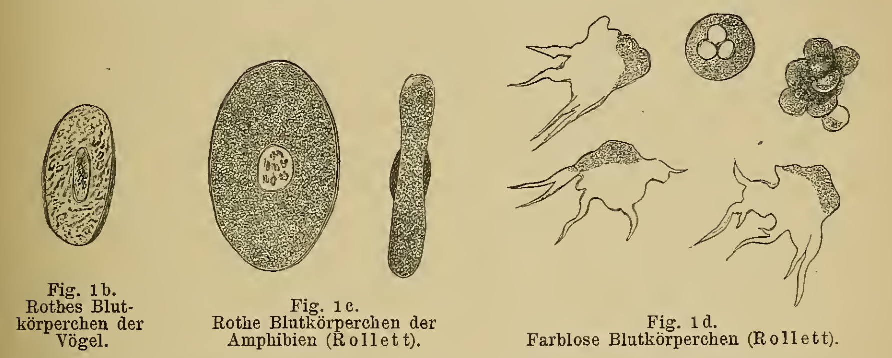


Fig. 1b. Rothes Blutkörperchen der Vögel.

Fig. 1c. Rothe Blutkörperchen der Amphibien (Rollett).

Fig. 1d. Farblose Blutkörperchen (Rollett).

Schnitten derselben, dass die Körperchen auf Druck die mannigfachsten Formveränderungen erleiden können und ihre ursprüngliche Form wieder annehmen.

Bewahrt man das Blut längere Zeit auf, so treten spontane Veränderungen in der Gestalt und dem Aussehen der Blutkörperchen ein, indem sie die sog. Stechapfel- und Maulbeerform annehmen (Fig. 1a *e*), und zugleich treten Trübungen durch Ausscheidung von Körnchen in der Substanz derselben auf. Diese Veränderungen sind als Absterbeerscheinungen zu deuten und werden durch Verdünstung und gewisse Reagentien, wie concentrirte Salzlösungen, beschleunigt. Doch treten sie auch ohne Verdunstung und äussere Einwirkungen ein.

Die rothen Blutkörperchen lassen sich durch verschiedenartige Mittel in zwei Bestandtheile zerlegen. Der eine derselben ist der rothe Farbstoff, das Hämoglobin, der andere die farblose, gallertartige Masse, das Stroma. Am einfachsten geschieht diese Trennung durch Zusatz von destillirtem Wasser. Unter dem Mikroskop sieht man, dass die Körperchen auf Zusatz von Wasser stark aufquellen und zu Kugeln sich umwandeln, indem sie durch Imbibition Wasser aufnehmen. Zugleich geben sie ihren rothen Farbstoff ab, der in die umgebende Flüssigkeit hinein diffundirt. Allmählig entziehen sich die gequollenen farblosen

Stromata dem Blick, doch kann man ihr Vorhandensein durch die Gelbfärbung mit Jodtinctur nachweisen. Mischt man einige Tropfen frischen defibrinirten Blutes mit destillirtem Wasser in einem Reagensglase, so erhält man eine klare, durchsichtige rothe Flüssigkeit, eine wässerige Blutlösung.

Setzt man hingegen zum Blute Lösungen von Salzen der Alkalien oder Erden zu, so tritt das Hämoglobin nicht oder erst allmählig aus dem Stroma aus. Am wenigsten verändern sich die Blutkörperchen in einer 0,6%igen ClNa-Lösung, der physiologischen Kochsalzlösung. In stärker concentrirten Lösungen von ClNa schrumpfen die Blutkörperchen durch Entziehung von Wasser mehr oder weniger stark, ebenso in anderen stärkeren Salzlösungen. In stärkeren Lösungen von CO_3Na_2 lösen sie sich allmählig unter Austritt des Farbstoffes auf.

Bei der Einwirkung des Wassers und der Salzlösungen scheint hauptsächlich die Diffusion zwischen den Blutkörperchen und der umgebenden Flüssigkeit die Ursache der Veränderungen zu sein, indem entweder Wasser aufgenommen oder abgegeben wird. Die physiologische Kochsalzlösung besitzt etwa denselben Salzgehalt wie das Blutserum resp. Blutplasma und wirkt daher günstig auf die Erhaltung der Körperchen ein, indem sie ihnen weder Wasser entzieht noch solches abgiebt. Darauf beruht die Anwendung dieser Flüssigkeit zu Einspritzungen in das Gefässsystem in Fällen der Bluteindickung (Cholera) oder bei starken Blutungen.

Bei den kernhaltigen rothen Blutkörperchen scheint eine eigenthümliche Beziehung zwischen Kern und Farbstoff zu bestehen. Brücke hat bemerkt, dass in einer 1%igen Borsäurelösung die Blutkörperchen der Tritonen (Wassersalamander) sich in ein farbloses Stroma (Oikoid) und einen gefärbten Kern sondern (Zooid). Der Farbstoff des Stromas ballt sich um den Kern zusammen und tritt mit diesem aus.

Die Zahl der rothen Blutkörperchen ist von Vierordt und Welcker zu etwa 4—5 Millionen in 1 cmm bestimmt worden. Dieselben haben in einem abgemessenen Capillarröhrchen Blut aus einem frischen Tropfen entnommen, mit dem mehrfachen Volumen Gummi-, Eiweiss- oder verdünnter ClNa-Lösung vermischt und die Anzahl der in der Mischung enthaltenen Körperchen auf einem in kleine Quadrate eingetheilten Objectglase mikroskopisch gemessen.

Diese Methode der Zählung ist von Malassez und von Thoma zu praktischem Gebrauche in folgender Weise modificirt worden. Das dickwandige Capillarröhrchen *c* (Fig. 2) endet unten mit einer Spitze und geht nach oben in den kleinen Glasballon *b* über, welcher oben mit einem offenen Kautschukrohr verbunden ist. Das kleine Capillarvolumen bis zum Theilstrich *1* gleich 1 gesetzt, enthält der Ballon 100 Volumina bis zu dem oberen Theilstrich *101*. Man taucht nun die Spitze des Capillarrohres in einen frischen Tropfen Blut der Fingerbeere und lässt das Blut bis zum Theilstrich *1* (oder auch weniger) aufsteigen. Nach Reinigung der Spitze saugt man 3%ige ClNa-Lösung in den Ballon bis zum Theilstrich *101* ein, so dass sich in diesem 1 Volumen Blut (oder weniger) mit 100 Volumina Flüssigkeit mischen. Eine kleine im Ballon liegende Glasperle *p* befördert beim Schütteln die Vermischung mit dem Blute. Nun verdrängt man durch Blasen die im Capillarrohr befindliche ClNa-Lösung und bringt einen kleinen

Tropfen der Blutmischung auf das in feine quadratische Feldchen getheilte Objectglas *o* der Zählkammer. Die Höhe der Zählkammer ist $^1/_{10}$ mm; der Tropfen *t* darf die Seitenwandungen derselben nicht benetzen und das dünne Deckgläschen *d d* muss den Rändern der Kammer dicht und trocken aufliegen. Das Volumen des Tropfens ist daher durch die Theilung des Objectglases und die Höhe der Zählkammer gegeben. Man zählt daher die in den Feldern liegenden Blutkörperchen und berechnet daraus die Zahl derselben in dem unverdünnten Blute. Jedes Feldchen beträgt $^1/_{400}$ qmm, das Volumen des Tropfens, wenn dieser *n* Feldchen einnimmt, demnach $n \,.\, ^1/_{4000}$ cmm. Befinden sich nun darin im Ganzen nach der Zählung *z* Blutkörperchen, so berechnen sich hiernach in 1 cmm Blut $\frac{z \,.\, 4000 \,.\, 100}{n}$ Blutkörperchen, wenn die Verdünnung 1 : 100 betragen hat.

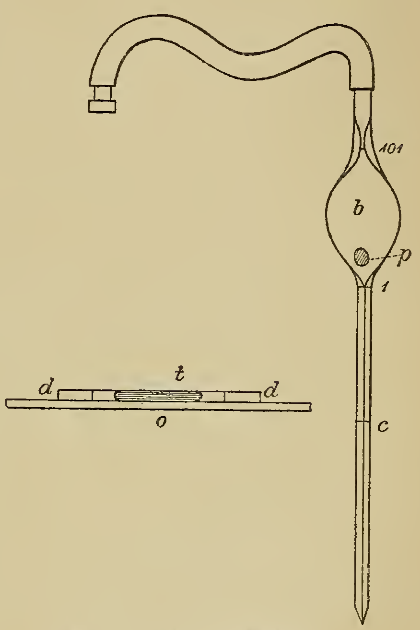


Fig. 2. Blutkörperchenzähler.

Beim erwachsenen Manne findet man im Mittel einen höheren Werth für die Blutkörperchenzahl vor als beim Weibe. Die Zahl in einem Volumen wechselt aber bei demselben Individuum innerhalb weiter Grenzen mit der Menge des Blutwassers. Durch reichliche Flüssigkeitsaufnahme wird sie daher geringer, durch Hungern und Dürsten wird sie grösser. Es geht daraus hervor, dass die absolute Zahl der Blutkörperchen sich nur sehr langsam ändert gegenüber der gesammten Blutflüssigkeit. Das Blut der Neugebornen soll beträchtlich reicher an Blutkörperchen sein als das der Mutter, doch nur in den ersten Tagen nach der Geburt (Panum). Bei kräftigen Individuen findet man im Blute einen grösseren Gehalt an Blutkörperchen vor als bei schwächlichen. In manchen Krankheiten vermindert sich der Gehalt des Blutes an rothen Blutkörperchen (Hydrämie, Anämie), was sich durch Zählung constatiren lässt.

2. Die farblosen Blutkörperchen. — Die farblosen Blutkörperchen (Fig. 1d) sind von Hewson (1770) entdeckt worden. Dieselben sind von rundlicher Gestalt und bestehen aus einem feinkörnigen Protoplasma, welches einen oder mehrere bläschenförmige Kerne enthält. Eine Membran lässt sich an ihnen nicht nachweisen. Innerhalb des circulirenden Blutes und im ruhenden normalen Zustande sind sie kugelig abgerundet; sie sind theils etwas grösser, theils etwas kleiner als die rothen Blutkörperchen der Säugethiere und des Menschen. In einem frischen Tropfen Blut sieht man die farblosen Blutkörperchen in den Lücken zwischen den Geldrollen der rothen Körperchen meist vereinzelt liegen. Oft ballen sich auch mehrere von ihnen zu einem Haufen zusammen oder werden von Fibringerinnseln eingeschlossen.

Die farblosen Blutkörperchen sind zellige Elemente des Thierkörpers, welche zu den sog. Leucocyten gehören, zu welchen man die Lymph- und Chyluskörperchen, die lymphoiden Zellen der Gewebe, die Eiterkörperchen rechnet. Alle diese Zellen besitzen die hervorragende Fähigkeit, amöboide Bewegungen auszuführen, ähnlich denjenigen Bewegungen, welche man an dem Protoplasma der Amöben beobachtet. Vermöge dieser Fähigkeit nehmen die Leucocyten wechselnde Formen an, indem sie nach verschiedenen Richtungen hin aus ihrem Protoplasma Fortsätze ausstrecken und wieder einziehen. Sie sind dadurch im Stande, auf dem Objectglase oder in den Lücken der Gewebe ihren Ort zu verändern, und in das Innere ihres Protoplasmas feine Partikelchen und Körnchen aus der umgebenden Flüssigkeit aufzunehmen, wie man dies an den Amöben wahrnimmt. Diese Vorgänge sind namentlich von Max Schultze an den farblosen Blutkörperchen genauer untersucht worden, und es ist nachgewiesen worden, dass die Bewegungen derselben ganz denselben Charakter haben wie die Bewegungen des Protoplasmas niederer Organismen. Die Bewegungen der Leucocyten werden in der Wärme lebhafter bei einer Temperatur von 35—40° C. Um bei dieser Temperatur beobachten zu können, hat M. Schultze für das Mikroskop einen heizbaren Objecttisch construirt. Zwei flügelförmige metallene Fortsätze desselben werden durch eine kleine Flamme erwärmt; die Temperatur des Objects kann durch ein an dem Tisch angebrachtes Thermometer abgelesen und hiernach regulirt werden. Zur Vermeidung der Verdunstung muss man eine feuchte Kammer anwenden. Zur Unterhaltung der Bewegungen ist wie bei allen Protoplasmenbewegungen Zutritt von O erforderlich. Werden die Leucocyten durch Reagentien getödtet oder sterben sie mit der Zeit ab, so hören die Bewegungen auf. Reize, welche auf dieselben einwirken, z. B. elektrische Schläge, rufen eine Zusammenziehung zu einer Kugel hervor wie bei den Amöben. Man hat daher die Leucocyten als selbstständige Organismen betrachtet, welche in den thierischen Säften unter denselben Bedingungen leben, wie die Amöben in süssem oder salzigem Wasser.

Innerhalb des circulirenden Blutes scheinen die farblosen Blutkörperchen keine amöboiden Bewegungen auszuführen. Beobachtet man sie in den kleinsten Gefässen und Capillaren des lebenden Körpers, so sieht man sie als kugelige Gebilde in dem Blutstrom schwimmen (s. 2. Cap. A. 2. b). Bei der Entzündung der Gewebe aber bleiben sie an den Wandungen der Capillaren haften und wandern durch dieselben in das umliegende Gewebe hinein (Cohnheim). Aus ihnen entstehen die Eiterkörperchen des im entzündeten Gewebe sich ansammelnden Eiters. Die Auswanderung aus den Capillaren scheint vermöge der amöboiden Bewegungen zu Stande zu kommen.

Die farblosen Blutkörperchen werden nach denselben Methoden gezählt wie die rothen. Will man die absolute Zahl der farblosen Körperchen in 1 cmm messen, so verdünnt man am besten 1 Volumen Blut mit 10 Volumina einer ⅓ %igen Essigsäurelösung und bedient sich zur Zählung der Thoma'schen Zählkammer. Welcker fand im Mittel auf 335 rothe 1 farbloses, Moleschott auf etwa 357 rothe 1 farbloses Körperchen vor.

Am zahlreichsten treten die farblosen Blutkörperchen im Venenblute der Milz auf, so dass man etwa auf 60 rothe 1 farbloses vor-

findet. Die Ursache dieser Erscheinung liegt darin, dass in der Milz farblose Blutkörperchen sich bilden (s. 5. Cap. 3.). Im Zustande der Verdauung und Resorption findet man überhaupt im Blute mehr farblose Blutkörperchen vor als im nüchternen Zustande; auch in dem Venenblute der Milz vermehren sie sich während der Verdauung. Es ist ferner beobachtet worden, dass im Blute der Schwangeren die Zahl der farblosen Blutkörperchen zunimmt, so dass auf 281 rothe 1 farbloses kommt (Moleschott). Unter krankhaften Verhältnissen, bei der Leukämie (Virchow), kann die Zahl der farblosen gegenüber der der rothen in hohem Grade wachsen.

Ausser den rothen und farblosen Blutkörperchen sind im normalen Blute auch andere Gebilde von mehreren Beobachtern gesehen worden. Ungeformte farbige und farblose Körnchen hat man als Trümmer und Bruchstücke von rothen und farblosen Blutkörperchen betrachtet. Geformte Elemente sind unter dem Namen „Blutplättchen" von Bizzozero und Anderen als kleine linsenförmige farblose Scheibchen beschrieben worden, sind aber nicht unter allen Bedingungen im Blute nachzuweisen. Einige (Löwit) halten sie für Fibrinschollen, welche bei der Gerinnung entstehen.

2. Das Plasma.

Die Blutflüssigkeit. — Die Blutkörperchen schwimmen in einer Flüssigkeit, welche man die Blutflüssigkeit oder das Plasma des Blutes nennt. Das Plasma ist eine klare gelblich gefärbte Flüssigkeit, welche eine grössere Menge von festen Bestandtheilen aufgelöst enthält.

Man unterscheidet im lebenden Körper zwei Blutarten, das arterielle und das venöse Blut. Das erstere besitzt eine hellrothe, das letztere eine dunkelrothe Farbe. Arterielles Blut strömt aus den Lungen durch die Lungenvenen in die linke Herzhälfte und von dort in alle Arterien, welche aus der Aorta hervorgehen. In den Capillaren der Organe verwandelt sich das arterielle Blut in venöses; dieses strömt durch die Venen der rechten Herzhälfte zu und von dort durch die Lungenarterie zu den Lungen, wo es sich wieder in arterielles umwandelt.

Wenn man aus dem lebenden Körper Blut entnimmt und in einem Gefäss ruhig stehen lässt, so beobachtet man, dass die rothen Blutkörperchen sich langsam zu senken beginnen, so dass sich an der Oberfläche eine hellere und klarere Schicht bildet. Die vollständige Senkung der rothen Blutkörperchen wird aber gewöhnlich durch den Eintritt der Blutgerinnung unterbrochen und kommt nur dann zu Stande, wenn die Gerinnung erst sehr spät oder gar nicht stattfindet. Aus der Senkung der rothen Blutkörperchen folgt, dass sie ein etwas höheres specifisches Gewicht haben als das Plasma. Die farblosen Blutkörperchen hingegen haben fast dasselbe specifische Gewicht wie das Plasma und bleiben daher auch in der oberen helleren Schicht suspendirt. Verhindert man in einem schmalen cylindrischen Gefäss den Eintritt der Gerinnung durch Kälte, so setzen sich die rothen Blutkörperchen in den tiefen Schichten ab; dann folgt nach oben eine hellere trübe Schicht, in welcher die farblosen Blutkörperchen schwimmen und darüber steht eine ganz klare gelbe Flüssigkeit, welche aus reinem Plasma besteht (Brücke).

Das specifische Gewicht des menschlichen Blutes wird zu 1045 bis 1075 angegeben: bei Frauen und im jugendlichen Alter soll es im Mittel geringer sein als beim erwachsenen Manne. Das specifische Gewicht des Plasmas beträgt etwa 1027, das der rothen Blutkörperchen etwa 1105 (Wasser = 1000).

Die Gerinnung des Blutes. — Das aus dem lebenden Körper entnommene Blut bleibt nicht flüssig, sondern gerinnt nach einiger Zeit. Die Gerinnung tritt unter gewöhnlichen Umständen im normalen Blute in einer Zeit von 5—10 Minuten ein. Steht das Blut ruhig in einem Gefässe, so tritt die Gerinnung in der ganzen Flüssigkeit gleichmässig ein; dieselbe verwandelt sich in eine gleichförmige feste gallertartige Masse, den Blutkuchen, welcher den Wandungen des Gefässes anhaftet, so dass beim Umkehren desselben nichts ausfliesst. Nach Verlauf einer bis mehrerer Stunden sickert an der Oberfläche der geronnenen Masse eine klare gelbliche Flüssigkeit hervor, das Blutserum. Sehr bald löst sich der Blutkuchen von den Wandungen des Gefässes ab, indem er immer mehr Serum aus sich abscheidet und sich vermöge seiner Elasticität zusammenzieht. Das Blut trennt sich demnach durch die Gerinnung in zwei Bestandtheile, in das Blutserum und den Blutkuchen.

Der roth gefärbte Blutkuchen besteht aus dem bei der Gerinnung sich ausscheidenden Körper, dem Fibrin, und den darin eingeschlossenen rothen und farblosen Blutkörperchen; das Serum ist anzusehen als Plasma ohne Fibrin resp. ohne die fibrinbildenden Substanzen. Durch Schlagen des Blutes mit einem Stabe oder einer Ruthe kann das Fibrin von den übrigen Bestandtheilen getrennt gewonnen werden. Sobald die Gerinnung eintritt, setzt sich das Fibrin in elastischen Fasern und Fäden um den Stab an und kann so durch beständiges Rühren aus der ganzen Blutmasse entfernt werden. Die zurückbleibende Flüssigkeit ist das defibrinirte Blut, welches aus Serum und Blutkörperchen besteht.

Wenn in dem ruhig stehenden Blut vor der Gerinnung eine merkliche Senkung der rothen Blutkörperchen eingetreten ist, so bildet sich eine obere, heller gefärbte Schicht des Blutkuchens. Diese Schicht, welche man im Aderlassblut des Menschen oft bemerkt, hat man die Speckhaut oder in älterer Zeit die Crusta phlogistica (inflammatoria) genannt. Im Pferdeblut bildet sie sich besonders stark aus, weil die Blutkörperchen sich schnell senken. Da im Blute von Fiebernden die Gerinnung etwas später einzutreten pflegt als im normalen Blute, so zeigt ersteres meist eine stärker entwickelte Speckhaut als letzteres.

In dem Blutkuchen scheidet sich das Fibrin als ein Netzwerk feiner Fäden aus, in dessen Maschen die Blutkörperchen und das Serum eingeschlossen sind. Die Fibrinfäden haften durch Adhäsion der Glaswand an, und indem sie sich durch Elasticität zusammenziehen, löst sich der Blutkuchen von der Wandung ab. Beim Zusammenziehen des Blutkuchens filtrirt das eingeschlossene Serum nach Aussen, während die rothen und farblosen Blutkörperchen darin zurückgehalten werden. Die Ablösung des Blutkuchens und seine Zusammenziehung erfolgt sehr schnell, wenn man die Wände des Gefässes mit einem Fett oder mit Vaseline ausschmiert, so dass keine Adhäsion daselbst stattfinden kann.

Beobachtet man den Vorgang der Gerinnung unter dem Mikroskop, so sieht man die Ausscheidung des Fibrins in feinen Fäden vor sich

gehen, welche sich nach allen Richtungen hin zu einem feinen Netzwerk verflechten. In den grösseren Lücken desselben liegen die zu Geldrollen geordneten rothen Blutkörperchen. Von den Fibrinfäden ist dagegen eine grosse Zahl von farblosen Blutkörperchen eingehüllt.

Auch beim Defibriniren des Blutes werden eine grosse Zahl von farblosen Blutkörperchen von den Fibrinfasern eingeschlossen und mit diesen aus dem Blute entfernt. In dem defibrinirten Blute findet man daher nur wenige, oft gar keine farblosen Blutkörperchen mehr vor. Dieser Vorgang ist, wie man sehen wird, für die Erklärung der Gerinnung von grosser Bedeutung.

Das Fibrin. — Das Fibrin, welches man durch Schlagen aus dem Blute gewinnt, kann durch Auswaschen mit Wasser von dem anhaftenden Blute gereinigt werden und bildet eine farblose Masse aus zähen elastischen Fäden. Diese Fäden sind, unter dem Mikroskop betrachtet, aus feinen Fasern zusammengesetzt, welche die Eigenschaft der Doppelbrechung zeigen. Der chemischen Zusammensetzung und Reaktion nach gehört das Fibrin in die Reihe der Eiweisskörper. Dasselbe ist in Wasser, Alkohol und Aether unlöslich. Beim Erhitzen in Wasser gerinnt es bei 72° C. unter Schrumpfung zu einer dichteren Masse. In verdünnten Säuren und verdünnten Alkalien quillt es zu einer gallertigen Masse auf, die unter langsamer Lösung in Acid- und Alkali-Albumin übergeht. In 5—10%iger Kochsalz- oder Salpeterlösung quillt das Fibrin zu einer schleimigen Masse auf, ohne sich zu lösen.

Das frische Fibrin zeigt, wie viele frische thierische und pflanzliche Gewebe (Schönbein), die Eigenschaft, Wasserstoffsuperoxyd, H_2O_2, zu zersetzen, d. h. O daraus abzuscheiden. Durch Siedehitze verliert es, wie die Gewebe, dieses Vermögen, ebenso auch durch Einwirkung von Alkohol. Ob diese Eigenschaft dem Fibrin als solchem oder einem ihm anhaftenden Fermentkörper zukommt, ist noch nicht entschieden.

Bei der Verbrennung des Fibrins findet man in der Asche eine nicht unerhebliche Menge von dreibasisch phosphorsaurem Kalk und phosphorsaurer Magnesia vor. Beim Gerinnen des Blutes fallen daher diese Salze aus dem Plasma aus und werden von dem Fibrin mit niedergerissen.

Das Blutserum. — Das Serum, welches bei der Gerinnung aus dem Blutkuchen austritt, enthält eine Anzahl von Substanzen in Lösung. Man erhält dasselbe noch schneller und reiner, wenn man defibrinirtes Blut in hohe cylindrische Gefässe giesst und die Senkung der Blutkörperchen durch eine Centrifuge schnell herbeiführt. Die oberen klaren Schichten der Flüssigkeit, welche aus reinem Serum bestehen, werden mit einer Pipette abgehoben.

Das reine Serum ist eine gelbliche klare Flüssigkeit von deutlich alkalischer Reaktion. Das Serum des Menschenblutes enthält etwa 10% an festen Bestandtheilen. Ein grosser Theil derselben, etwa 4 bis 5%, wird von einem Eiweisskörper, dem Serumeiweiss, gebildet, welches zu den Albuminen gehört. Dasselbe gerinnt beim Erwärmen des Serums bei einer Temperatur von etwa 73° C. und unterscheidet sich von dem Eieralbumin dadurch, dass es aus den wässerigen Lösungen durch Aether nicht gefällt wird. Um es rein darzustellen, bringt man das Serum in einen Dialysator (Graham), damit die Salze und andere

leichter diffundirende Substanzen davon getrennt werden; doch bleiben hierbei immer Reste von Salzen in dem Serum zurück.

Ein zweiter Eiweisskörper des Serums ist das Serumglobulin, zu etwa 3 % darin enthalten. Es fällt ebenfalls beim Kochen aus. Man kann es aber vom Serumalbumin trennen, wenn man das Serum mit dem gleichen Volumen Wasser verdünnt und Magnesiumsulphat in Substanz einträgt (Hammarsten). Es fällt dann als flockiger Niederschlag aus. Wenn man das Serum mit dem 10—15fachen Volumen Wasser verdünnt und einen Strom CO_2 hindurchleitet, so entsteht ebenfalls ein feiner flockiger Niederschlag, welcher aus einem Globulin besteht; dieser Eiweisskörper ist Paraglobulin (Brücke) oder Serumcaseïn (Panum) genannt worden; derselbe scheint mit der von Al. Schmidt dargestellten fibrinoplastischen Substanz (s. d. Cap. unten) identisch zu sein. Nach den Angaben von Kühne ist im Blutserum auch eine kleine Menge Alkalialbumin enthalten, welches durch Neutralisiren mit Essigsäure ausfällt, nachdem man das Paraglobulin durch CO_2 daraus entfernt hat.

Alle Eiweisskörper fallen beim Ansäuern mit Essigsäure durch Erhitzen aus. Sie betragen zusammen etwa 7—8 % des Serums. Neben den Eiweisskörpern finden sich im Serum constant kleinere Mengen anderer organischer Bestandtheile, N-haltige Spaltungsproducte der Eiweisskörper, Kreatin, Harnstoff und Harnsäure, ferner kleine Mengen von Lecithin, Cholesterin von Fetten, Zucker, Glycogen und Milchsäure. Es ist ferner ein gelber, dem Serum eigenthümlicher Farbstoff darin enthalten, der bisher wenig untersucht ist.

Unter den Salzen des Serums wiegen die Natronsalze an Menge bei Weitem vor, ausserdem finden sich darin Kalk- und Magnesiasalze und nur sehr wenig Kalisalze, auch Spuren von Eisen. Unter den Natronsalzen ist das wichtigste das Chlornatrium, dessen Menge etwa 0,5—0,6 % beträgt. Im Uebrigen kommen Natriumsulphat, Natriumcarbonat und Natriumphosphat, ferner Calcium und Magnesiumphosphat darin vor. Die Gesammtmenge der Salze bildet etwa 0,7—0,8 %.

Die alkalische Reaktion des Serums ist vornehmlich durch die Gegenwart des Natriumcarbonats (Na_2CO_3) bedingt.

Dem Plasma des Blutes kommt dieselbe Zusammensetzung zu wie dem Serum, nur enthält es noch diejenigen Substanzen, aus denen sich das Fibrin bei der Gerinnung bildet. Das Fibrin, welches sich aus 100 Gewichtstheilen Blut ausscheidet, beträgt also etwa nur 0,2 Gewichtstheile, ist also verhältnissmässig an Menge gering gegenüber den anderen im Plasma enthaltenen Eiweisskörpern. Auch das Plasma des Blutes enthält demnach vorwiegend Natronsalze in ähnlichen Mengen wie das Serum.

Die Ursachen der Gerinnung. — Die Gerinnungsfähigkeit des Blutes ist von grosser Bedeutung für den Bestand der thierischen Organismen, namentlich der höher entwickelten. Werden Gefässe verletzt, so gerinnt das Blut an den Schnittenden derselben und schützt dadurch den Körper vor grösserem Blutverlust. Würde das Blut diese Eigenschaft nicht besitzen, so würde die geringste Verwundung eine unstillbare Blutung zur Folge haben, welche zum Tode des Organismus führen müsste. Schon bei höheren wirbellosen Thieren, z. B. den Krebsen, finden wir daher gerinnungsfähiges Blut vor. In noch höherem Grade besitzt das Blut der Wirbelthiere diese Eigenschaft. Das Blut der warmblütigen Thiere gerinnt

schneller als das der Kaltblüter. Im Sinne der Darwin'schen Theorie würde eine Entwicklung höherer thierischer Organismen ohne gerinnungsfähiges Blut nicht möglich gewesen sein, weil solche im Kampfe ums Dasein untergehen mussten. Unter krankhaften Verhältnissen kann das Blut die Fähigkeit, zu gerinnen, mehr oder weniger einbüssen. In solchen Fällen können geringe Verwundungen oder Nasenbluten zu gefährlichen Blutverlusten führen.

Unter normalen Verhältnissen gerinnt das Blut im Kreislauf des lebenden Körpers nicht. Man hat daher früher geglaubt, dass das Aufhören der Circulation eine Ursache der Gerinnung wäre. Es lässt sich aber zeigen, dass auch im circulirenden Blute Gerinnungen auftreten können, sobald das Blut mit einem anderen Körper als der normalen Gefässwand in Berührung kommt. Bindet man z. B. eine Canüle in eine Arterie ein, so dass das Blut durch dieselbe vom centralen zum peripheren Ende der Arterie durchströmen kann, so setzen sich sehr bald Gerinnsel an den Wandungen der Canüle an und verstopfen dieselbe allmählig. Führt man ferner in das Herz oder in ein grosses Blutgefäss eine Nadel ein, so findet man, dass sich nach einiger Zeit Fibrinflocken an derselben ausgeschieden haben. Ebenso lagern sich um Quecksilbertropfen, welche man in die Blutbahn hineinbringt und die in den Herzhöhlen irgendwo liegen bleiben, Fibrinflocken ab. Man darf daher aus diesen Thatsachen schliessen, dass die Berührung des Blutes mit einem ihm fremden Körper, sog. Fremdkörper, die Veranlassung zum Eintritt der Gerinnung ist.

Es ist eine den Chirurgen seit langer Zeit bekannte Erfahrung, dass in einem abgebundenen Gefässe nach einiger Zeit eine Gerinnung des Blutes eintritt. Es bildet sich darin ein Pfropf aus Fibrin, ein Thrombus, welcher das Gefässlumen mehr oder weniger ausfüllt. Derselbe bildet sich zuerst an der Stelle der Ligatur und wächst von hier aus eine Strecke weit bis zu einer Stelle, wo die Blutcirculation wieder anhebt, in den Arterien centralwärts und in den Venen nach der Peripherie bis zu einer Theilungsstelle. Man findet ferner unter pathologischen Verhältnissen, dass sich an krankhaft veränderten Stellen der Gefäss- und Herzwand, besonders an den Klappenmembranen des Herzens, oft Fibringerinnsel ansetzen. Das krankhaft veränderte Gewebe der Gefässwand verhält sich also gegen das Blut ebenso wie ein Fremdkörper.

Es ist ferner beobachtet worden, dass das Blut nach dem Tode des Organismus in dem Herzen und den Gefässen langsamer gerinnt als ausserhalb derselben. Asthley Cooper fand, dass das Blut in abgebundenen und ausgeschnittenen Gefässen ziemlich lange flüssig bleibt, während es nach dem Herausfliessen in wenigen Minuten gerinnt. Brücke zeigte, dass das Blut in abgebundenen, ausgeschnittenen Herzen von Schildkröten oder Fröschen lange Zeit flüssig bleibt, und erst gerinnt, wenn nach dem Aufhören der Pulsationen das Gewebe des Herzens abgestorben ist. Es ist in diesen Fällen nicht der Abschluss gegen die atmosphärische Luft, wodurch der Eintritt der Gerinnung verzögert wird; denn wenn man das in dem Herzen enthaltene Blut bei Luftabschluss unter Quecksilber auffängt, so gerinnt es sehr schnell. Durch den Einfluss der lebenden Gefässwand wird also die Gerinnung verhindert.

Auch andere Gewebe als die Blutgefässwände können in derselben Weise auf das Blut einwirken. Brücke schnitt bei Schildkröten subcutan die Aorta abdominalis an und liess Blut in die grosse, die Arterie umgebende Cysterna chyli einströmen; dasselbe blieb lange Zeit darin flüssig, ohne zu gerinnen. Auch in die Bauchhöhle ergossenes Blut bleibt oft ziemlich lange flüssig.

Der Eintritt der Gerinnung kann in dem entleerten Blute durch gewisse Einwirkungen beschleunigt, durch andere verzögert oder gänzlich aufgehoben werden.

Eine Beschleunigung der Gerinnung tritt ein erstens durch Schlagen, Rühren und Bewegen des entleerten Blutes. Das Blut gerinnt um so schneller, je ausgiebiger es mit einem Fremdkörper in Berührung gebracht wird. Das ruhig stehende Blut gerinnt daher langsamer als das durch Schlagen in Bewegung gesetzte. In dem ruhig stehenden Blut sieht man die Gerinnung zuerst an der Wandung des Gefässes eintreten. Taucht man einen Stab ein, so setzen sich auch an diesem die Fibrinflocken früher an, als die umgebende Flüssigkeit gerinnt. Eine Beschleunigung der Gerinnung tritt ferner durch Wärme, bei Temperaturen von 38—40° C., ein, während die Gerinnung langsamer erfolgt, wenn das entleerte Blut sich abkühlt.

Eine Verzögerung der Gerinnung des entleerten Blutes tritt insbesondere durch niedere Temperatur ein. Bei einer schnellen Abkühlung auf 0° C. bleibt das Blut flüssig, so lange es bei dieser Temperatur verharrt. Die Gerinnungsfähigkeit desselben wird aber durch niedere Temperatur nicht, selbst nicht durch Gefrieren aufgehoben, da es beim Erwärmen bald gerinnt. Durch Zusatz chemischer Reagentien kann ferner die Gerinnung des Blutes verzögert oder ganz aufgehoben werden. Der Eintritt der Gerinnung wird verhindert 1. durch Zusatz geringer Mengen von Alkalien und Ammoniak, 2. durch Zusatz grösserer Mengen von Salzen der Alkalien und Erden, namentlich durch Zusatz einer concentrirten Lösung von Na_2CO_3, ClNa oder $MgSO_4$. Fügt man zu 3 Volumina Blut 1 Volumen einer gesättigten Lösung von $MgSO_4$ zu, so bleibt die Mischung unbegrenzte Zeit flüssig. Das Blut hat aber auch in diesem Falle nicht seine Gerinnungsfähigkeit eingebüsst; sobald man einen Theil der Mischung mit dem 10- bis 20fachen Volumen Wasser vermischt, so findet in dieser Flüssigkeit eine langsame Gerinnung statt. Durch die Einwirkung von alkalischen Reagentien scheint die Gerinnungsfähigkeit des Blutes dauernd aufgehoben zu werden. Es wird die Gerinnung verzögert und schliesslich verhindert 3. durch Einleiten von CO_2 in das Blut. Das CO_2-reichere venöse Blut gerinnt daher oft später als das arterielle Blut. Ebenso wie das Einleiten von CO_2 kann auch ein Zusatz von Essigsäure bis zur schwach sauren Reaction den Eintritt der Gerinnung verhindern.

Einfluss der Blutkörperchen. — Eine wichtige Frage ist die, ob die Gerinnung des Blutes ausschliesslich im Plasma vor sich geht, oder ob sich auch die Blutkörperchen an diesem Vorgange betheiligen. Joh. Müller gelang es, die grossen rothen Blutkörperchen des Frosches vom Plasma zu trennen, indem er das frische Blut mit verdünnter Zuckerlösung mischte und filtrirte. Das ganz klare, von rothen Blutkörperchen freie, aus verdünntem Plasma bestehende Filtrat gerinnt ebenso wie das Gesammtblut. Alexander Schmidt stellte

reines Plasma aus dem Pferdeblut her. Verhindert man den Eintritt der Gerinnung durch schnelle Abkühlung desselben in hohen cylindrischen Gefässen auf 0 ⁰ C., so senken sich die Körperchen schnell, und man kann das klare Plasma mit einer Pipette aus den oberen Schichten abheben. Das reine Plasma zeigt nun die Erscheinungen der Gerinnung in derselben Weise wie das Gesammtblut. Es bildet sich ein farbloser Blutkuchen, welcher sich zusammenzieht und Serum auspresst. Die rothen Blutkörperchen sind daher bei dem Vorgange der Gerinnung nicht wesentlich betheiligt.

Eine wichtige Rolle bei der Blutgerinnung spielen dagegen die farblosen Blutkörperchen. Es ist schon oben der auffälligen Thatsache Erwähnung geschehen, dass beim Defibriniren des Blutes der grösste Theil der Leucocyten in den Fibrinfäden eingeschlossen und mit ausgeschieden wird, so dass man im defibrinirten Blute nur wenige von ihnen vorfindet. Man hat ferner wahrgenommen, dass die Leucocyten sich im entleerten Blute schnell an den Wandungen des Gefässes oder an einem eingetauchten Stabe oder Faden ablagern, und dass an diesen Stellen die Ausscheidung des Fibrins bei der Gerinnung zuerst stattfindet. Diese Erfahrungen führten zu der Vermuthung, dass die Gegenwart von Leucocyten im Blute zum Eintritt der Gerinnung erforderlich sei. Alexander Schmidt hat im Verlauf zahlreicher und schöner Untersuchungen über den Gerinnungsprocess diese Vermuthung zur Gewissheit erhoben. Es gelang ihm auch, die Leucocyten vom Plasma zu trennen, indem er das auf 0 ⁰ C. abgekühlte Plasma bei dieser Temperatur durch Pergamentpapier filtrirte. Das so erhaltene Filtrat war frei von Leucocyten und gerann nicht mehr spontan bei der Erwärmung auf Zimmertemperatur. Das auf dem Filter zurückgebliebene Leucocyten-haltige Plasma aber gerann bei Erwärmung sofort, und setzte man kleine Mengen desselben zu dem filtrirten Plasma, so gerann auch dieses. Von den Leucocyten geht also im Blute der Anstoss zur Gerinnung aus.

Chemischer Process der Gerinnung. — Die umfangreichen Untersuchungen Alexander Schmidt's über die chemischen Processe der Blutgerinnung haben zu folgender Theorie geführt: 1. In dem Plasma des Blutes befinden sich in Lösung zwei Fibringeneratoren, die fibrinogene Substanz (Fibrinogen) und die fibrinoplastische Substanz (Paraglobulin). Durch die Vereinigung beider Substanzen entsteht das unlösliche Fibrin, welches sich bei der Gerinnung ausscheidet. 2. Die Vereinigung beider Körper geschieht unter der Einwirkung eines Fermentes, des Fibrinfermentes, welches aus den Leucocyten des Blutes stammt.

Die Beweise für diese Theorie hat Al. Schmidt durch einige schlagende Versuche geführt: a) Durch das auf 0 ⁰ C. abgekühlte und mit 10—15 Vol. Wasser verdünnte Plasma wird ein Strom CO_2 hindurchgeleitet. Es entsteht sehr bald eine flockige Ausscheidung eines Eiweisskörpers. Dieser besteht aus fibrinoplastischer Substanz und dem ihr anhaftenden Fibrinferment. Trennt man diesen Niederschlag von der Flüssigkeit, so hat dieselbe die Fähigkeit der spontanen Gerinnung beim Erwärmen auf Zimmertemperatur gänzlich verloren. Sie enthält aber beträchtliche Mengen fibrinogener Substanz. Setzt man ihr eine kleine Menge des abgetrennten Nieder-

schlages zu, so gerinnt sie zu einer festen Masse. Leitet man nach Abscheidung der fibrinoplastischen Substanz noch weiter CO_2 durch das Plasma, so wird auch die fibrinogene Substanz in dicken Flocken ausgefällt.

Die beiden Fibringeneratoren zeigen die Eigenschaften der Globuline. Sie sind in verdünnten Lösungen von Alkalien, kohlensauren Alkalien und in ClNa löslich und werden aus der Lösung durch einen Strom von CO_2, durch Neutralisiren der Flüssigkeit mit Essigsäure und durch Eintragen von gepulvertem ClNa gefällt. In den Lösungen gerinnen sie zwischen 50—60° C.

Weitere Versuche über Blutgerinnung lassen sich mit dem von Al. Schmidt hergestellten „Salzplasma" und Fibrinferment vornehmen. Man vermischt, wie oben angegeben, das dem lebenden Körper entnommene Blut sofort mit einer concentrirten Lösung von $MgSO_4$, so dass auf 3 Vol. Blut 1 Vol. der Salzlösung kommt. Nach dem Senken der Blutkörperchen hebt man das klare Salzplasma ab. Dasselbe gerinnt nicht mehr spontan, enthält aber noch die beiden von Schmidt angenommenen Fibringeneratoren. Durch Zusatz eines gleichen Volumens concentrirter ClNa-Lösung fällt ein reichlicher Niederschlag aus, welcher aus fibrinogener Substanz oder Fibrinogen (Hammarsten) besteht.

Das Fibrinferment stellt man nach Al. Schmidt in folgender Weise dar. Das defibrinirte Blut, welches eine gewisse Menge des Fermentes enthält, wird mit dem 15—20fachen Volumen concentrirten Alkohols übergossen, so dass ein dickes Gerinnsel entsteht. Dieses lässt man einige Monate unter Alkohol stehen, und nachdem der Alkohol abfiltrirt ist, wird die geronnene Masse über Schwefelsäure getrocknet, gepulvert und mit Wasser oder Glycerin extrahirt. Man erhält so eine Fermentlösung. Statt des Blutes kann man auch Serum zur Darstellung verwenden, welches ebenfalls Ferment in Lösung enthält.

Wenn man nun kleine Mengen der Fermentlösung zum Salzplasma hinzusetzt, so tritt sehr schnell unter der typischen Erscheinung der Blutgerinnung eine Gerinnung desselben ein. Nach der Ansicht von Al. Schmidt befinden sich in dem Salzplasma daher die beiden Fibringeneratoren, aber kein Fibrinferment. Es ist vielmehr die Entstehung des Ferments aus den Leucocyten durch die Einwirkung der $MgSO_4$ verhindert worden. Setzen wir aber fertiges Ferment zum Salzplasma zu, so findet unter dem Einfluss desselben die Fibrinbildung aus den Fibringeneratoren statt.

Nach Versuchen von Hammarsten ist die Gegenwart von fibrinoplastischer Substanz (Paraglobulin) zur Bildung von Fibrin nicht erforderlich, sondern nur von Fibrinogen und Ferment. Er stellte reine Lösungen von Fibrinogen in verdünnter ClNa-Lösung aus Salzplasma dar und fand, dass Zusatz von Fibrinferment ebenfalls eine Gerinnung hervorbrachte.

Die Bildung des Fibrinfermentes beginnt nach Al. Schmidt mit der Entleerung des Blutes aus dem Körper und erreicht im Moment der Gerinnung ein Maximum. Wenn man das Blut aus der Arterie des lebenden Thieres direct in Alkohol einströmen lässt, so gewinnt man aus der geronnenen Blutmasse nach der angegebenen Methode kein Ferment oder nur sehr geringe, schwach wirksame Mengen desselben. Lässt man das entleerte Blut aber bis zur Gerinnung stehen,

so werden die daraus gewonnenen Fermentlösungen immer wirksamer, je länger das Blut bis zur Behandlung mit Alkohol sich selbst überlassen war. In diesem Zeitraum bis zur Gerinnung findet demnach im Blute eine Entwicklung von Fibrinferment statt. Da die Fibringeneratoren als solche schon in dem Plasma vorhanden sind, so kann das Ferment nur aus den Leucocyten des Blutes stammen.

Diese Ansicht bestätigt sich dadurch, dass auch die Leucocyten, welche in dem Gewebe der Lymphdrüsen liegen, Fibrinferment bilden können. Wenn man den aus frischen Lymphdrüsen ausgepressten Saft, welcher reich an Leucocyten ist, zu Salzplasma zusetzt, so tritt in demselben Gerinnung ein.

Im circulirenden Blute des lebenden Körpers findet nun entweder eine Fermentbildung überhaupt nicht statt, oder wenn dies der Fall ist, so wird das aus den Leucocyten austretende Ferment durch den beständigen Verkehr des Blutes mit der lebenden Gefässwand zerstört und unwirksam gemacht. Al. Schmidt und seine Schüler haben gefunden, dass wenn man grössere Mengen von Fermentlösungen in die Gefässe des lebenden Thieres einspritzt, der Tod durch ausgedehnte intravasculäre Gerinnungen herbeigeführt wird. Kleine Mengen werden aber ohne Nachtheil vertragen, werden also durch den Stoffwechsel zerstört. In dem entleerten Blute aber häuft sich das Fibrinferment, ohne zerstört zu werden, bis zu der Menge an, dass Gerinnung eintritt. Da man jedoch in dem circulirenden Blute immer nur kleine Mengen von Fibrinferment nachweisen kann, so lässt sich auch die Ansicht aufstellen, dass in demselben überhaupt keine Fermententwicklung unter normalen Verhältnissen stattfindet, und dass die kleinen nachweisbaren Mengen desselben erst bei der Behandlung des Blutes entstehen. Die Bildung des Ferments in den Leucocyten würde hiernach als eine Erscheinung des Absterbens aufzufassen sein, als die Folge einer Plasmolyse, wie man sie an vielen einzelligen Organismen unter abnormen Lebensbedingungen beobachtet. Diese Plasmolyse der Leucocyten scheint nun hervorgerufen zu werden, sobald sie mit einem Fremdkörper in Contact kommen, sei es ausserhalb oder innerhalb der Blutgefässe. Das Adhäriren der Leucocyten an der Oberfläche von Fremdkörpern und die durch Reize hierdurch verursachten amöboiden Bewegungen derselben sind Erscheinungen, welche darauf hindeuten, dass sie durch den Contakt mit jenen in erheblichem Grade alterirt werden.

Es ist in neuerer Zeit von Freund angegeben worden, dass das Blut lange Zeit ungeronnen bleibt, wenn man es in Gefässen unter Oel auffängt, weil die Leucocyten an der Oelschicht der Wandung und der Oberfläche nicht adhäriren. Wenn dies richtig ist, so wäre in der That die Adhäsion der Leucocyten die Veranlassung zu der in ihnen stattfindenden Zersetzung, bei welcher das Ferment frei wird. Freund nimmt indessen an, dass nicht ein Ferment die Ursache der Gerinnung sei, sondern dass beim Zerfall der Leucocyten aus ihnen phosphorsaure Alkalien in das Plasma treten, welche mit den Kalksalzen desselben Calciumphosphat bilden, und dass die Ausscheidung desselben auch die des Fibrinogens verursache. Dass bei der Gerinnung sich mit dem Fibrin Calcium- und Magnesiumphosphate ausscheiden, ist allerdings richtig, aber dass dies die Ursache der Gerinnung sei, ist unbewiesen.

Auch an serösen Flüssigkeiten, der Pericardial-. Peritoneal-, Cerebrospinalflüssigkeit und den pathologischen Flüssigkeiten aus serösen Höhlen, insbesondere an der im Sacke der Tunica vaginalis des Hodens sich ansammelnden Hydroceleflüssigkeit, hat man zuweilen spontane Gerinnungen beobachtet; oft kann man sie durch Zusatz von einigen Tropfen Blut hervorrufen (Buchanan). Al. Schmidt hat in diesen Flüssigkeiten die Gegenwart der Fibringeneratoren nachgewiesen, aber es fehlt ihnen meist das Fibrinferment, da sie arm an Leucocyten sind. Setzt man aber Fibrinferment hinzu, so tritt ebenso wie auf Zusatz von Blut die Gerinnung der ganzen Masse ein.

Sehr merkwürdig ist die Einwirkung der Peptone (s. 4. Cap. 2.) auf das Blut. Fano und Schmidt (Mühlheim) haben beobachtet, dass wenn man eine Peptonlösung in das Blut eines lebenden Thieres einspritzt, dasselbe die Fähigkeit der Gerinnung auf längere Zeit verliert. Die Peptone verhalten sich gegen den Organismus wie Gifte. Ebenso hebt auch ein Extrakt der Mundtheile des officinellen Blutegels die Gerinnungsfähigkeit des Blutes auf, wenn man dasselbe in die Blutbahn einspritzt. Es ist nicht entschieden, ob in diesen Fällen eine Einwirkung auf die Leucocyten des Blutes stattfindet, oder ob eine Veränderung der Fibringeneratoren vor sich geht.

Die intravasculäre Gerinnung unter pathologischen Verhältnissen lässt sich auf die Alteration der Gefässwandungen zurückführen. Dass die an solchen Stellen der Gefässwand sich ansammelnden Leucocyten oder auch die von manchen Beobachtern angenommenen Blutplättchen hierbei eine Rolle spielen, ist sehr wahrscheinlich.

3. Chemie der Blutkörperchen.

Die rothen Blutkörperchen lassen sich durch verschiedene Mittel in das Stroma und den in ihnen enthaltenen Farbstoff, das Hämoglobin, zerlegen. Hierbei diffundirt das Hämoglobin in die umgebende Flüssigkeit und bildet eine klare Lösung. Die Deckfarbe des Blutes verwandelt sich hierdurch in eine sog. Lackfarbe.

Eine Lösung der rothen Blutkörperchen findet statt: 1. bei Zusatz von destillirtem Wasser, 2. nach Zusatz von kleinen Mengen von Aether, Alkohol und Chloroform und längerem Schütteln, 3. nach Zusatz von verdünnten Alkalien und gallensauren Salzen. Man kann 4. auch die Blutkörperchen lösen durch wiederholtes Gefrierenlassen und Wiederaufthauen des Blutes (Rollett), ferner 5. durch elektrische Schläge einer Elektrisirmaschine oder eines Inductionsapparates (Rollett). Es kann 6. auch durch Erhöhung der Temperatur auf 60° C. eine Auflösung der Blutkörperchen erfolgen (M. Schultze).

Das Hämoglobin und seine Verbindungen. — Wenn das Hämoglobin auf irgend eine Art aus den Blutkörperchen extrahirt ist, so scheidet es sich aus seiner Lösung leicht in rothen Krystallen ab. Diese Krystalle sind von Funke und Kunde zuerst aus dem Blute von Meerschweinchen erhalten worden, und zwar in Gestalt von Tetraëdern. Die Hämoglobinkrystalle aus dem Blute verschiedener Thierspecies gehören, wie es scheint, alle dem rhombischen oder hexagonalen System an; die des Pferdeblutes krystallisiren in rhom-

bischen Säulen, die des Hundeblutes in langen prismatischen Nadeln, die des Menschenblutes in vierseitigen rhombischen Prismen.

Wenn man Hämoglobin in grösseren Mengen rein darstellen will, so verfährt man nach Hoppe-Seyler am besten folgendermaassen: Man lässt die Blutkörperchen sich zunächst senken, hebt das Serum ab und lässt die Blutkörperchen mehrmals gefrieren und wieder aufthauen. Setzt man nun Alkohol in grösserer Menge und einige Tropfen Essigsäure hinzu, so scheidet sich in der Kälte ein Krystallbrei von Hämoglobin ab.

Das Hämoglobin ist in seiner chemischen Zusammensetzung den Eiweisskörpern sehr ähnlich, enthält aber neben den übrigen chemischen Elementen noch Eisen. Nach einer Analyse von Hoppe-Seyler besteht dasselbe aus 54,2 C — 7,2 H — 0,42 Fe — 16,0 N — 21,5 O — 0,7 S, doch kommen unter den Analysen von dem Blute verschiedener Thiere mannigfache Schwankungen in der Zusammensetzung vor. Von besonderer Wichtigkeit ist der Eisengehalt des Hämoglobins. Dass das Blut eisenhaltig ist, hatten schon die älteren Chemiker (Berzelius, Mulder) festgestellt, auch dass dieses Eisen in dem rothen Farbstoff enthalten sei.

Das Hämoglobin löst sich leicht in Wasser und scheidet sich bei 0^{0} C. in Krystallen aus. Noch leichter löslich ist es in schwach alkalischen Flüssigkeiten; durch Zusatz von schwachen Säuren scheidet es sich aus den Lösungen ab. Man nimmt daher an, dass das Hämoglobin schwach saure Eigenschaften besitzt.

Das Hämoglobin zeichnet sich besonders durch die physiologisch wichtige Eigenschaft aus, sich mit dem Sauerstoff zu verbinden. Diese Verbindung heisst Oxyhämoglobin. Wenn Blut mit Luft geschüttelt wird oder in den Lungen des lebenden Körpers mit Luft in Verkehr tritt, so nimmt das Hämoglobin der rothen Blutkörperchen O auf und verwandelt sich in Oxyhämoglobin. Dieser Körper ertheilt dem arteriellen Blute die hellrothe Färbung. Wenn dagegen dem Blute der Sauerstoff entzogen wird, so entsteht O-freies Hämoglobin oder reducirtes Hämoglobin, und dieses ertheilt dem venösen Blute die dunkelrothe Farbe. Denselben Wechsel der Farbe sieht man eintreten, wenn man eine reine Hämoglobinlösung mit O sättigt und wenn man ihr den O entzieht.

Die Oxyhämoglobinlösungen besitzen bei durchfallendem Lichte eine gelbrothe, die Lösungen des reducirten Hämoglobins eine bläulichrothe Farbe. Das arterielle, mit O gesättigte Blut zeigt in dünnen Schichten ebenfalls eine gelbrothe Färbung, das venöse eine bläulichrothe, und das ganz dunkle O-freie Blut eine grünliche Färbung. Das reducirte Hämoglobin ist daher dichroitisch, das Oxyhämoglobin nicht. Auch Blutkörperchen, welche ihren O verloren haben, nehmen, unter dem Mikroskop betrachtet, in Folge dieses Dichroismus eine grünliche Färbung an.

Die optischen Eigenschaften des Oxyhämoglobins und des reducirten Hämoglobins lassen sich mit Hilfe des Spektralapparates noch genauer feststellen. Sie besitzen beide ein ihnen eigenthümliches Absorptionsspektrum, welches zu ihrer Erkennung dient. Man setzt vor den Spalt eines Spektralapparates (Fig. 3) eine Lösung dieser Substanzen oder durch Wasser gelöstes Blut oder Blut in dünner durch-

sichtiger Schicht. Dann erscheinen im Spektrum gewisse Farben absorbirt. Das Absorptionsspektrum des Oxyhämoglobins zeigt zwei dunkle Streifen zwischen den Fraunhofer'schen Linien *D* und *E* im Gelb

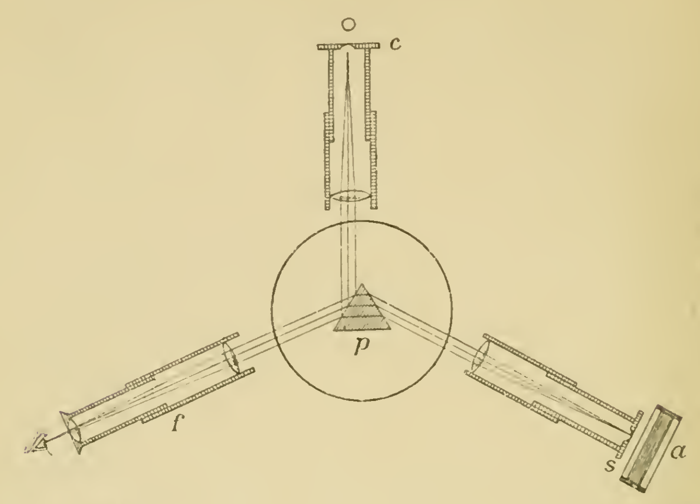


Fig. 3. Spektralapparat: *p* Prisma, *s* Spalt, *c* Scala, *f* Fernrohr, *a* Gefäss mit Blutlösung.

und Grüngelb (Hoppe-Seyler) (Fig. 4). Das reducirte Hämoglobin erzeugt an derselben Stelle des Spektrums einen breiteren, weniger dunklen Absorptionsstreifen (Fig. 4) (Stokes). Ausserdem bemerkt man, dass das Oxyhämoglobin einen Theil des Blau und des Violett

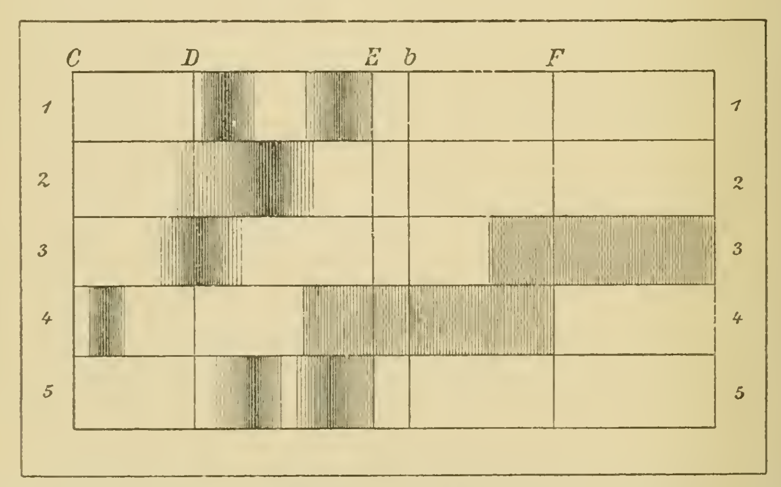


Fig. 4. Absorptionsspektra: *1* Oxyhämoglobin, *2* reducirtes Hämoglobin, *3* alkalisches Hämatin, *4* saures Hämatin, *5* CO-Hämoglobin.

absorbirt, während das reducirte Hämoglobin einen grösseren Theil des Blau hindurchtreten lässt. Noch in sehr verdünnten Lösungen zeigt der Blutfarbstoff diese für ihn charakteristischen Absorptionsspektra.

Das Oxyhämoglobin ist eine sehr lockere Verbindung des O mit dem Hämoglobin. Der Bestand derselben ist abhängig von dem Druck, unter welchem der Sauerstoff steht, und sobald dieser sich dem Nullwerthe nähert, so tritt eine Dissociation dieser Verbindung ein. Daher kann man durch das Vacuum der Luftpumpe aus dem Oxyhämoglobin den O frei machen und ebenso aus dem Blute den darin enthaltenen Sauerstoff entwickeln (s. 3. Cap. B. 2.).

Man kann ferner den O aus dem Oxyhämoglobin oder dem Blute austreiben, indem man andere Gase hindurchleitet, z. B. indifferente Gase, wie N oder H, da auch auf diese Weise der O-Druck auf Null herabgesetzt wird. In allen diesen Fällen entsteht das O-freie Hämoglobin, und die arterielle Färbung der Lösung verwandelt sich in eine dunkel venöse. In dem Spektrum der Flüssigkeit verschwinden die Absorptionsstreifen des Oxyhämoglobins und machen dem des Hämoglobins Platz. Man kann ferner dem Oxyhämoglobin durch reducirende Mittel den locker gebundenen O leicht entziehen, so dass reducirtes Hämoglobin entsteht. Dies geschieht durch Zusatz von Schwefelammonium oder von Eisen- und Zinnoxydulsalzen. Man verwendet zur Reduction am besten eine schwach ammoniakalische Lösung von weinsaurem Eisenoxydul.

Nach Versuchen von Hüfner kann 1 g Hämoglobin 1,16 ccm O chemisch binden (der O bei 0 ° C. und 1 m Hg-Druck gemessen). Es wird von Vielen angenommen, dass die lockere Bindung des O im Hämoglobin mit dem Eisengehalt desselben zusammenhängt. Nimmt man für das Molekül des Hämoglobins eine Formel an, welche 1 Atom Eisen enthält, so würden auf dieses nahezu 2 Atome locker gebundenen Sauerstoffs kommen. Das Molekulargewicht des Hämoglobins ist jedenfalls ein ausserordentlich hohes.

Eine Modification des Oxyhämoglobins ist das Methämoglobin, in welchem der O fester gebunden ist (Hüfner-Otto). Es erscheint zuweilen unter pathologischen Verhältnissen im Harn, besonders bei Vergiftungen mit chlorsaurem Kali. Setzt man chlorsaures oder übermangansaures Kali dem Blute oder einer Hämoglobinlösung zu, so entsteht ebenfalls Methämoglobin, welches sich durch seine braunrothe Farbe auszeichnet. Im Absorptionsspektrum desselben sieht man neben zwei schwachen Streifen zwischen *D* und *E* auch im Roth einen schmalen Streifen auftreten. Im Vacuum entweicht der O desselben nicht oder nur langsam, kann aber durch reducirende Mittel entzogen werden, so dass reducirtes Hämoglobin entsteht, welches beim Schütteln mit Luft in Oxyhämoglobin übergeht (Hoppe-Seyler).

Das Hämoglobin besitzt die Eigenschaft, sich ausser mit dem O auch mit andern Gasen chemisch zu verbinden; zu diesen gehören das Kohlenoxydgas (CO) und das Stickoxydgas (NO). Leitet man CO durch Blut oder eine Hämoglobinlösung hindurch, so bildet sich CO-Hämoglobin, welches eine gesättigte, kirschrothe Farbe besitzt. Der Sauerstoff wird durch das CO aus dem Oxyhämoglobin ausgetrieben, da das CO mit dem Hämoglobin eine festere, beständigere Verbindung bildet als der Sauerstoff. Das mit CO gesättigte Blut zeigt in dicken Schichten bei auffallendem Lichte eine hellrothe Färbung, welche von dem des arteriellen schwer zu unterscheiden ist; in dünnen Schichten dagegen, bei durchfallendem Lichte, zeigt es zum Unterschiede vom

arteriellen Blute eine deutlich purpurrothe Farbe. Dieselbe Farbe besitzt auch eine verdünnte Lösung des CO-Blutes oder des CO-Hämoglobins.

Auch das CO-Hämoglobin giebt ein ihm eigenthümliches Absorptionsspektrum. Man erblickt in demselben zwei Absorptionsstreifen, welche ebenfalls, wie die des Oxyhämoglobins, zwischen den Fraunhofer'schen Linien *D* und *E*, aber einander näher wie diese liegen. Der Streifen im Gelb ist näher an den des Grüns herangerückt (Fig. 4). Im Uebrigen ist die Absorption des CO-Hämoglobins im Blau und Violett eine viel geringere als die des Oxyhämoglobins. Ausser durch die Messung der Lage der Absorptionsstreifen im Spektrum kann man das CO-Hämoglobin des Blutes noch sicherer dadurch erkennen, dass es im Gegensatze zum Oxyhämoglobin durch Zusatz von reducirenden Reagentien keine Veränderung erleidet, so dass die beiden Absorptionsstreifen bestehen bleiben. Das CO-Blut nimmt ferner, mit 10 % Natronlauge mässig erwärmt, eine zinnoberrothe Farbe an, während das normale Blut braunroth wird (Hoppe-Seyler).

Das CO-Hämoglobin lässt sich in Krystallen darstellen. Das Hämoglobin bindet dem Volumen nach ebensoviel CO wie O; auch das NO verbindet sich mit dem Hämoglobin in demselben Volumsverhältniss, woraus hervorgeht, dass diese Gase sich in gleichen Molekülzahlen mit dem Hämoglobin verbinden (L. Hermann). Das NO-Hämoglobin hat das gleiche Aussehen und optische Verhalten wie das CO-Hämoglobin und scheint eine noch festere Verbindung zu sein als dieses.

Das CO-Gas ist desshalb so ausserordentlich giftig, weil es eingeathmet den O aus den rothen Blutkörperchen austreibt, indem es sich mit dem Hämoglobin verbindet. Daher tritt bei einer Vergiftung mit diesem Gase sehr schnell Erstickung ein, selbst wenn nur verhältnissmässig geringe Mengen desselben der Luft beigemischt sind. Das Blut der an CO-Vergiftung Erstickten ist, im Gegensatze zu anderen Arten der Erstickung, nicht dunkel, sondern hellroth gefärbt. Durch die Spektraluntersuchung kann dasselbe sicher erkannt werden. CO-Vergiftung kommt bei unvollkommener Verbrennung von Kohlen in Oefen mit ungenügender Ventilirung oder bei Leuchtgaseinathmung vor.

Das Hämoglobin zerfällt bei der Zersetzung durch Erhitzen auf 70° C., durch Einwirkung von starken Säuren und Alkalien und durch Fäulniss an der Luft vornehmlich in zwei Spaltungsproducte, in einen Eiweisskörper und in einen rothbraunen Farbstoff, das Hämatin. Es zersetzen sich 100 Gewichtstheile Hämoglobin in 96 Eiweiss und 4 Hämatin. Das Eisen des Hämoglobins tritt hierbei in das Hämatin über, so dass dieses 8,82 % Fe enthält. Das Hämatin ist eine amorphe Substanz, welche in neutraler Flüssigkeit nicht löslich ist, sich aber in saurem und alkalischem Alkohol zu einer rothbraunen Flüssigkeit auflöst. Vor den Spektralapparat gebracht, giebt die alkalische Hämatinlösung einen breiten Absorptionsstreifen zwischen *C* und *D* im Orange, die saure Hämatinlösung einen scharfen schmalen Streifen zwischen *C* und *D* und einen breiten schwächeren Streifen zwischen *D* und *F*, der sich zuweilen in zweie theilt (Fig. 4).

Das Hämatin enthält noch etwas O locker chemisch gebunden, welcher ihm durch reducirende Mittel entzogen werden kann (Hämochromogen). Behandelt man das Hämatin mit starken Säuren, so wird

ihm das Fe entzogen, und es entsteht ein Fe-freier Körper, das Hämatoporphyrin. Dieses enthält keinen durch Reduction entziehbaren O (Hoppe-Seyler). Man stellt das Hämatin in grösseren Mengen dar, indem man Blut mit concentrirter Glaubersalzlösung mischt, die geschrumpften Blutkörperchen abfiltrirt, trocknet, mit Alkohol auswäscht und mit ammoniakalischem Alkohol in der Wärme extrahirt.

Das Hämatin bildet mit Säuren, insbesondere mit Salzsäure, gut krystallisirbare Verbindungen. Das salzsaure Hämatin oder Hämin ist von Teichmann dargestellt worden. Es bildet kleine rhombische, goldgelbe Krystalle, welche in kleinen Mengen unter dem Mikroskop leicht erkannt werden können. Man bedient sich daher der sog. Häminprobe, um in gerichtlichen Fällen Blutflecken zu erkennen, da das Hämin sich auch aus altem, zersetztem Blute bildet. Um die Probe auszuführen, setzt man zu der trockenen Substanz ein Paar Körnchen ClNa auf ein Objectglas, fügt einige Tropfen Eisessig hinzu und bedeckt mit einem Deckglase. Bei schwachem Erhitzen scheiden sich nach dem Erkalten die kleinen Häminkrystalle ab.

Das Hämoglobin erweist sich seiner Zusammensetzung nach als ein Körper, welcher eine complicirtere Struktur als die Eiweisskörper hat. Man zählt es zu den sog. Proteïden. Bei der Bildung des Hämoglobins im thierischen Organismus müssen daher Eiweisskörper und Eisenverbindungen betheiligt sein. Ob die letzteren aus unorganischen Verbindungen der Eisensalze oder gewissen organischen Eisenverbindungen bestehen, ist nicht sicher ermittelt. Jedenfalls kann die Bildung des Hämoglobins in den Blutkörperchen nur durch einen synthetischen Process erfolgen.

Das Stroma. — Das Stroma der rothen Blutkörperchen besteht aus mehreren organischen und unorganischen Substanzen. Es bildet eine solide, quellungsfähige Masse. Beim Gefrieren und Wiederaufthauen des Blutes scheiden sich Gallertklumpen von zusammengeballten Stromata aus der Flüssigkeit ab. Es ist schwer, die Stromata von den übrigen Blutbestandtheilen zu isoliren. Nach Hoppe-Seyler verdünnt man zu diesem Zwecke defibrinirtes Blut mit dem 10fachen Volumen einer 3%igen ClNa-Lösung, lässt die Blutkörperchen sich absetzen oder centrifugirt die Flüssigkeit und hebt das Kochsalzserum ab. Nachdem man mehrmals so verfahren, extrahirt man das Hämoglobin durch Wasser, filtrirt und behält dann eine gallenartige Masse auf dem Filter zurück. In dieser Masse befinden sich: 1. Eiweisskörper, welche vornehmlich aus Globulinen bestehen, die fibrinoplastische Eigenschaften haben und vielleicht auch Fibrinferment enthalten. Landois nennt fibrinähnliche Massen, welche sich aus gefrorenem und aufgethautem Blut abscheiden, Stromafibrin. Es lässt sich im Stroma 2. Cholesterin und 3. Lecithin nachweisen.

Unter den unorganischen Bestandtheilen der rothen Blutkörperchen kommen namentlich vor: Kalium, Chlor und Phosphorsäure. Ein Theil der in der Asche gefundenen Phosphorsäure stammt aber aus dem P-haltigen Lecithin. Natrium wird nur in geringer Menge in ihnen gefunden, zum Unterschiede vom Plasma.

Ueber die quantitative Zusammensetzung der rothen Blutkörperchen wird folgendes angegeben:

1. Nach C. Schmidt kommen auf 1000 Gewichtstheile Blut-

körperchen etwa 400 feste Bestandtheile, von denen 7,28 Salze und die übrigen organische Substanzen sind.

2. Nach Hoppe-Seyler enthält die organische Trockensubstanz der rothen Blutkörperchen des Menschen auf 1000 Gewichtstheile 868 bis 943 Hämoglobin, 122—51 Eiweiss, 7,2—3,5 Lecithin, 2,5 Cholesterin.

Die farblosen Blutkörperchen besitzen ein eiweissreiches Protoplasma, in welchem globulinartige Körper vorhanden sind, und Körper, aus denen sich das Fibrinferment (A. Schmidt) bildet. Es sind ferner Glycogen, Lecithin, Cholesterin darin nachgewiesen. Die Kerne derselben enthalten Nuclein. Alle Leucocyten des Körpers haben, wie es scheint, eine ähnliche Zusammensetzung.

4. Quantität der Bestandtheile und Menge des Blutes.

Die quantitative Zusammensetzung des Gesammtblutes hat man dadurch zu bestimmen gesucht, dass man zunächst das Fibrin durch Schlagen entfernte, in dem defibrinirten Blute durch Gerinnung beim Kochen die Eiweisskörper und das Hämoglobin ausschied und in dem Filtrat die Menge der organischen und unorganischen Substanzen ermittelte. Scherer und Otto geben vom menschlichen Aderlassblut folgende Analyse an:

Wasser	79,06 %
Fibrin	0,20 „
Eiweiss + Hämoglobin	19,44 „
Uebrige organische Stoffe (Extractivstoffe)	0,48 „
Salze	0,82 „

In dem aus dem Blutkuchen gewonnenen Serum desselben Blutes fanden sich:

Wasser	90,66 %
Eiweiss	7,76 „
Andere organische Stoffe	0,51 „
Salze	0,94 „

Das Gewichtsverhältniss der Blutkörperchen zum Plasma des Blutes schwankt innerhalb weiter Grenzen. Im Allgemeinen ist die Menge des Plasmas grösser als die der Körperchen. C. Schmidt fand in einem Falle fast gleiche Gewichtsmengen beider vor, in einem andern Falle verhielt sich die Menge der Blutkörperchen zu der des Plasmas etwa wie 2 : 3. Bei den verschiedenen Thieren (Pferd, Rind, Schwein) haben die Untersucher verschiedenartige Werthe gefunden.

In dem am meisten untersuchten Pferdeblut schwankt das Gewicht des Plasmas zwischen 58—69 %, das der Blutkörperchen zwischen 42 bis 31 % (Hoppe-Seyler und Andere). Die Volumina der rothen Blutkörperchen verhalten sich zu dem des Plasmas etwa wie 32,62 : 67,38. Das Plasma besteht zu etwa 9/10 aus Wasser, während die rothen Blutkörperchen etwa zu 2/3 ihres Gewichtes an Wasser enthalten.

Unter pathologischen Verhältnissen kann sich die quantitative Zusammensetzung des Blutes beträchtlich ändern: 1. durch Verminderung der rothen Blutkörperchen und Vermehrung des Wassergehaltes im Plasma (Hydrämie), 2. durch Verminderung des Hämoglobingehaltes der

rothen Blutkörperchen (Chlorose). Jeder stärkere Blutverlust hat eine veränderte Zusammensetzung des Blutes zur Folge, die erst allmählig wieder in die normale übergeht. Bei Anämie und Chlorose findet man stets eine Abnahme der Hämoglobin- und Eiweissmenge im Blute vor. Andererseits kann in gewissen Krankheiten (Cholera) ein starker Wasserverlust im Blute eintreten, so dass das Blut eine abnorme Concentration (Eindickung) erfährt. In letzterem Falle hat man mit Erfolg eine Infusion der 0,6 %igen physiologischen Kochsalzlösung in die Blutgefässe angewendet. Dieselbe verhält sich gegen die Blutkörperchen nahezu wie das normale Plasma.

Die Alkalescenz des Blutes ist nach Zuntz vor der Gerinnung eine etwas stärkere als nach derselben im defibrinirten Blute. Es scheint demnach bei der Gerinnung eine Säurebildung stattzufinden.

Die Menge des im menschlichen Körper enthaltenen Blutes ist von den älteren Anatomen und Physiologen zu hoch angegeben worden, indem sie dieselbe nach der Injectionsmasse beurtheilten, welche bei Leichen verbraucht wird. Haller schätzte die Blutmenge des Erwachsenen auf etwa 30 Pfund. Erst von Eduard Weber sind richtigere Werthe gefunden worden. Er spritzte an Leichen die gesammte Blutmenge mit Wasser aus, bestimmte in einer Blutprobe den Gehalt an festen Bestandtheilen und berechnete aus der Menge der festen Bestandtheile in der ausgespülten Flüssigkeit die gesammte Blutmenge. An einem Hingerichteten von 60 140 g Körpergewicht fand er 7520 g Blut, also etwa 1/8 des Körpergewichtes. Da aber beim Ausspülen mit Wasser feste Bestandtheile aus den Geweben in die Gefässe diffundiren, so war der gefundene Werth etwas zu hoch.

Die beste, jetzt noch gebräuchliche Methode zur Bestimmung der Blutmenge ist die von Welcker angegebene colorimetrische. Durch Vermischung einer gemessenen Blutprobe mit Wasser stellt man eine Scala von Probeflüssigkeiten mit zunehmender Verdünnung her, die man in Gefässe von gleichen Dimensionen einfüllt. Alsdann wird die Blutmasse des Körpers durch Wasser ausgespült; sehr blutreiche Organe (Milz, Leber u. s. w.) werden zerkleinert und mit Wasser extrahirt. Die Farbe der gesammten Spülflüssigkeit wird alsdann in einem gleichen Gefässe mit der Scala der Probeflüssigkeiten verglichen, woraus man berechnet, wieviel Blut in ihr enthalten ist.

Welcker fand, dass die Blutmenge des erwachsenen Menschen etwa 1/12—1/13 des Körpergewichtes beträgt. Ein Erwachsener von 65 kg Körpergewicht besitzt also etwa 5—5 1/2 kg Blut. Beim männlichen Geschlecht ist im Allgemeinen die Blutmenge eine etwas grössere als beim weiblichen. Bei Neugeborenen soll die Blutmenge nur 1/19 des Körpergewichtes betragen, indessen dürften unter normalen Verhältnissen auch höhere Werthe vorkommen.

An Säugethieren sind ähnliche Werthe im Verhältniss zum Körpergewicht vorgefunden worden wie beim Menschen. Spätere Versuche von Gescheidlen, in denen statt Wasser 0,6 % ClNa-Lösung zur Ausspülung des Blutes verwendet wurde, haben dieses Resultat bestätigt. Die Tödtung der Thiere durch CO soll dem Hämoglobin eine constantere Färbekraft verleihen.

An Vögeln hat Welcker eine etwas grössere Blutmenge im Verhältniss zum Körpergewicht als bei Säugern, etwa 1/11—1/12, nach-

gewiesen. Bei den Kaltblütern hingegen, den Fischen und Amphibien, beträgt die Blutmenge etwa nur $^1/_{17}$ des Körpergewichtes. Es geht hieraus klar hervor, dass die relative Blutmenge mit der Lebhaftigkeit des Stoffwechselprocesses im Thierkörper in gewissem Verhältniss zunimmt.

Leider giebt es keine zuverlässige Methode, um die Blutmenge im lebenden Körper zu bestimmen. Valentin spritzte lebenden Thieren eine Quantität Wasser in die Blutbahn und verglich den Procentgehalt des Blutes an festen Bestandtheilen vor und nach der Injection. Aber diese Methode hat den grossen Fehler, dass das injicirte Wasser sehr schnell ausgeschieden wird und die Werthe für die Blutmenge daher zu hoch ausfallen.

Jeder grössere Verlust der Blutmenge ist mit Gefahr für das Leben verbunden. Man hat in Fällen grossen Blutmangels die Transfusion von Blut in die Venen oder Arterien vorgenommen und zuweilen mit Erfolg. Doch darf man sich hierzu nur des frischen menschlichen Blutes bedienen, nachdem es sorgfältig defibrinirt, von Gerinnseln durch Filtration befreit und auf Körpertemperatur erwärmt ist. Die Transfusion von Thierblut ist beim Menschen gänzlich zu verwerfen, weil die rothen Blutkörperchen einer Species sich im Blute einer anderen Species auflösen (Landois). Blutkörperchen von Kaninchen lösen sich im Serum des Hundebluts schnell auf. Spritzt man z. B. Rinderblut einem Hunde in die Gefässe ein, so wird das Hämoglobin des injicirten Blutes durch den Harn ausgeschieden (Hämoglobinurie) und kann durch Verstopfung der Harncanälchen gefährliche Zustände (Urämie) herbeiführen. Durch Auflösung der Blutkörperchen werden auch geringe Mengen Fibrinferment frei und können ausgedehnte intravaskuläre Gerinnungen zur Folge haben. Diese letztere Gefahr ist auch bei der Transfusion des Blutes der gleichen Thierart nicht ganz auszuschliessen, da beim Defibriniren Fibrinferment frei wird.

In den meisten Fällen starken Blutverlustes ist die Ursache des Collaps weniger der Mangel der Ernährungsflüssigkeit als die Leere des Blutgefässsystems, so dass das Herz nicht mehr den nöthigen Druck zu erzeugen vermag. Man hat an Thieren gefunden, dass man die Hälfte der Blutmasse durch physiologische Kochsalzlösung ersetzen kann, ohne dass erhebliche Störungen eintreten, und dass nach einiger Zeit das Blut durch Vermehrung der Blutkörperchen wieder die normale Zusammensetzung annimmt. Die Infusion der physiologischen Kochsalzlösung stellt daher bei Blutleere die normale Füllung des Gefässsystems wieder her, ohne dass die Blutkörperchen dabei geschädigt werden. Da nun Menschenblut selten und immer nur in ungenügenden Mengen zur Transfusion zu beschaffen ist, so hat man diese gänzlich verlassen und ist in Fällen von Blutleere mit Recht zur Kochsalzinfusion übergegangen.

Den Hämoglobingehalt des Blutes beurtheilen zu können, ist von praktischer Bedeutung. Derselbe wird nicht nur von der Zahl der rothen Blutkörperchen abhängen, sondern auch von dem Gehalt der Blutkörperchen an Hämoglobin. Man kann sich zu diesem Behufe auch der colorimetrischen Methode bedienen, indem man die Färbekraft des Blutes bestimmt. v. Fleischl hat zu diesem Zwecke das Hämometer (Fig. 5) angegeben. Die Färbekraft des normalen Blutes wird an einer Anzahl gesunder Personen in folgender Weise festgestellt. Man

entnimmt in einem abgemessenen Capillarröhrchen eine kleine Blutmenge aus einem frischen Tropfen und löst ihn in einem Näpfchen Wasser mit durchsichtigem Boden. Das Näpfchen ist durch eine senkrechte Scheidewand in zwei Hälften getheilt (s. Fig. 5). In die eine *a* kommt die Blutlösung; unter die andere *b* schiebt man eine roth gefärbte,

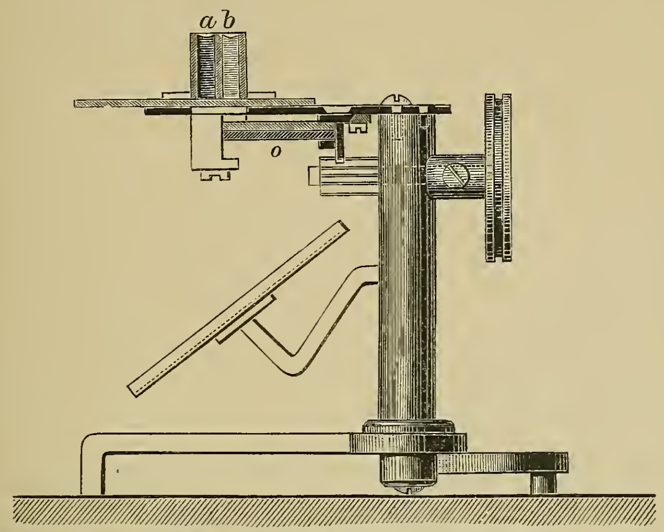


Fig. 5. Hämometer von v. Fleischl: *a*, *b* das Näpfchen; *o* die keilförmige, rothe Glasplatte, senkrecht gegen die Ebene der Figur verschiebbar.

keilförmige Glasplatte *o* und bezeichnet die Stelle derselben, an welcher die Farbenintensität mit der der Blutlösung übereinstimmt, mit *100*. Eine empirische Scala zeigt nun an, ob nach Einstellung der Farbengleichheit eine Blutart zu wenig oder zu viel Farbstoff enthält. Die Beobachtung muss bei Lampenlicht vorgenommen werden, weil bei Tageslicht das Roth der Glasplatte nicht mit dem des Blutes übereinstimmt.

Zweites Capitel.

Der Kreislauf des Blutes.

Allgemeines. — Der Kreislauf des Blutes erfüllt die Aufgabe, den Organen des lebenden Körpers die ihnen nöthigen Ernährungsstoffe zuzuführen und die durch den Stoffwechsel entstehenden Zersetzungsstoffe aus ihnen zu entfernen. Die Thätigkeit der Organe wird daher durch die Blutcirculation unterhalten. Je intensiver der Stoffwechsel eines Organismus oder eines einzelnen Organes ist, desto abhängiger sind diese von dem Fortbestehen der Blutcirculation. Ein Stillstehen derselben hat daher bei den höheren Thieren schnell den Tod zur Folge, während bei niederen Thieren das Leben noch längere Zeit fortbesteht.

Das Blut wird durch die Circulationsorgane, welche aus dem Herzen und den Blutgefässen bestehen, in Bewegung gesetzt. Das Herz ist ein Hohlmuskel, welcher durch seine Zusammenziehung das Blut vorwärts treibt; die Gefässe leiten dasselbe den Organen zu und von denselben zum Herzen zurück. Die zuleitenden Gefässe sind Arterien, welche sich verzweigen und in Capillaren übergehen, die ableitenden Gefässe sind die Venen.

Bei den Wirbelthieren ist das Gefässsystem ein vollkommen geschlossenes. Am einfachsten gestaltet es sich bei den Fischen. Das Herz der Fische besteht aus einer Vorkammer *a* und einer Kammer *v* (Fig. 6). Aus den grossen Venen fliesst das Blut in die Vorkammer *a* und von da in die Kammer *v*. Aus der Kammer entleert es sich in den Bulbus arteriosus und strömt durch die Kiemenarterien den Kiemen zu. Das in den Kiemen arteriell gewordene Blut sammelt sich in der Aorta und wird durch Arterien den Organen zugeführt. Aus den Capillaren der Organe gehen die Venen hervor, welche das Blut zum Herzen zurückleiten. Das Herz der Fische ist daher ein Venenherz.

Das Herz der Amphibien besteht aus zwei Vorkammern (Vorhöfen) und einer Kammer. Der rechte Vorhof *r* (Fig. 7) empfängt das venöse Blut aus den grossen Venen des Körpers, den Hohlvenen, und leitet es in den Ventrikel *v*. Aus diesem fliesst es in die Aorta *a*, um zum grösseren Theile den Capillaren der Organe *c* zugeführt zu werden und zum kleineren Theile durch die Lungenarterie in die Lunge *L* zu strömen. Aus dieser kehrt es, arteriell geworden, zum linken

Vorhof l und von da in den Ventrikel zurück und mischt sich mit dem aus dem rechten Vorhof strömenden venösen Blute. Der Lungenkreislauf

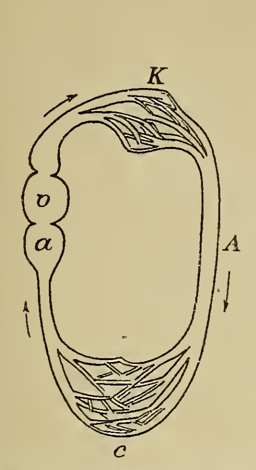


Fig. 6. Kreislauf der Fische: a Vorkammer, v Herzkammer, K Kiemen, A Aorta.

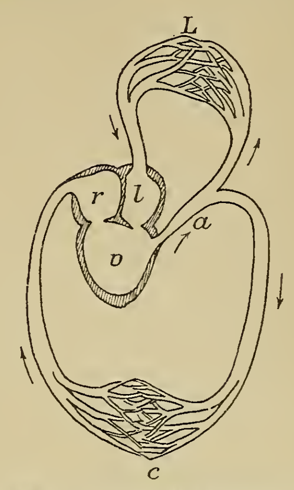


Fig. 7. Kreislauf der Amphibien: r rechter Vorhof, l linker Vorhof, v Ventrikel, a Aorta, c Capillaren, L Lunge.

bildet daher bei diesen Thieren nur einen Zweig des Aorten- oder Körperkreislaufes. Der Bulbus aortae der ungeschwänzten Amphibien (Frösche) besitzt eine Scheidewand, durch welche das Zufliessen des venösen Blutes aus der rechten Ventrikelhälfte in die Lungenarterien begünstigt wird. Bei den Reptilien rückt der Ursprung der Lungenarterie näher an das Herz heran; es bildet sich ein unvollständiges Septum im Ventrikel, so dass das Blut der rechten Hälfte zum grösseren Theile in die Lungenarterie, das der linken Hälfte des Ventrikels zum grösseren Theile in die Aorta gelangt.

Bei den Vögeln und Säugethieren fliesst das venöse Blut aus den grossen Körpervenen, der Vena cava superior und inferior, in den rechten Vorhof r (Fig. 8), von diesem in den rechten Ventrikel rV und aus diesem durch die Lungenarterie in die Lungen L. Hier verwandelt es sich in arterielles Blut, welches durch die vier Lungenarme in den linken Vorhof l strömt, um von diesem in den linken Ventrikel lV und von hier aus durch die Aorta in die Capillaren der Organe des Körpers c getrieben zu werden. Man unterscheidet daher den grossen oder Körperkreislauf und den kleinen oder Lungenkreislauf. Der rechte Ventrikel treibt das Blut durch den Lungenkreislauf, der linke durch den Körperkreislauf.

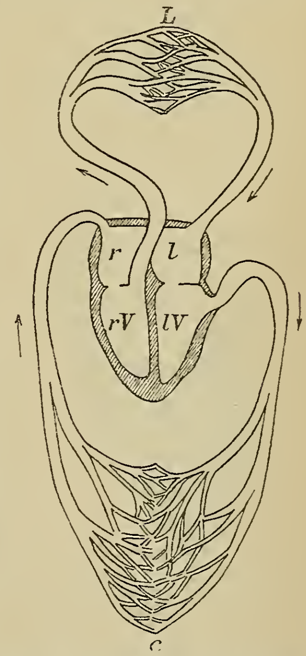


Fig. 8. Kreislauf der Säugethiere und Vögel: r rechter Vorhof, l linker Vorhof, rV rechter Ventrikel, lV linker Ventrikel, c Capillaren, L Lunge.

A. Mechanik des Kreislaufes.

1. Das Herz und seine Funktion.

Es ist von Harvey (1628) dargethan worden, dass der Kreislauf des Blutes bei den höheren Thieren in der oben beschriebenen Weise vor sich geht, und dass das Herz die treibende Kraft für den Blutstrom liefert.

Bau des Herzens. — Die Muskulatur des Herzens ist so angeordnet, dass durch die Zusammenziehung der Muskelfasern eine Verengerung der Herzhöhlen, durch Erschlaffung eine Erweiterung derselben erfolgt. Die Muskelfasern des Herzens sind quergestreifte, doch unterscheiden sie sich von denen der Skelettmuskeln wesentlich, indem sie in kleinere Abschnitte, Muskelzellen, mit einem im Inneren liegenden Kern zerfallen und in ihrem Verlaufe sich vielfach verzweigen. Sie sind nicht der willkürlichen Erregung unterworfen, sondern verhalten sich in dieser Beziehung ebenso wie die glatten Muskelfasern. Ihre Zusammenziehung geht schneller vor sich als die der glatten Fasern, aber noch bedeutend langsamer als die der Skelettmuskeln (s. 9. Cap. A. 5.).

Der Verlauf der Muskelbündel des menschlichen Herzens ist von Ludwig genauer untersucht worden. Die Muskulatur der Vorhöfe und der Ventrikel ist durch ein bindegewebiges Septum, den Annulus atrioventricularis oder fibrocartilagineus, gänzlich von einander getrennt. Vorhöfe und Ventrikel besitzen keine Verbindung durch Muskelfasern. Dagegen haben die beiden Vorhöfe, wie die beiden Ventrikel, ausser ihren besonderen noch gemeinsame Muskelbündel. Man unterscheidet an allen Herzabschnitten longitudinale, schräge und circular verlaufende Muskelbündel. Die longitudinal und schräg liegenden Bündel entspringen zumeist an dem Annulus fibrocartilagineus und setzen sich auch wiederum an diesen an. In den Ventrikeln ziehen diese Bündel in grösseren oder kleineren Schleifen um den Ventrikel herum, indem sie sich an zwei gegenüberliegenden Punkten des Annulus anheften. Eine Zahl derselben läuft spiralig, in sog. Achtertouren (s. Fig. 9), um die Herzspitze herum und bildet hier durch ihre Verflechtung einen Wirtel. Verfolgt man diese Bündel von ihrem Ursprung am äusseren Rande des Annulus, so bemerkt man, dass sie sich in ihrem Verlaufe immer tiefer in die Herzwand einsenken, so dass sie schliesslich am inneren Rande des Annulus sich ansetzen oder in die Papillarmuskeln übergehen. Die longitudinalen und schrägen Bündel werden in den mittleren Schichten der Herzwand von circulär verlaufenden Bündeln durchsetzt. Auf diese Weise sind die Muskelbündel der Herzwand zu einem sehr festen Flechtwerk mit einander verbunden.



Fig. 9.
Verlauf der Muskelbündel des Herzens nach Ludwig.

Die Wände des linken Ventrikels sind etwa noch einmal so dick als die des rechten. Dieser Unterschied hängt offenbar damit zusammen, dass der linke Ventrikel eine bedeutend grössere Arbeit zu

leisten hat als der rechte (s. d. Cap. A. 2. a). Der Querschnitt des linken Ventrikels ist kreisförmig, der des rechten Ventrikels dagegen halbmondförmig gestaltet. Die Herzspitze wird ausschliesslich von der Muskulatur des linken Ventrikels gebildet. Die Capacität beider Ventrikel ist ungefähr gleich und ist am todten Herzen zu etwa 8 Cubikzoll = 140,6 ccm gemessen worden (Krause). Dieselbe hängt wesentlich von der Dehnung der Wände ab und scheint im Leben grösser zu sein als nach dem Tode (s. d. Cap. A. 2. a).

Die Wandungen der Vorhöfe sind sehr viel dünner und schlaffer als die der Ventrikel. Die Muskelbündel derselben verlaufen Aussen vornehmlich in transversaler und circulärer Richtung und umfassen zum Theil beide Vorhöfe zugleich, Innen verlaufen sie vornehmlich in longitudinaler Richtung. Die Herzohren beider Vorhöfe bilden seitliche Ausbuchtungen, deren innere Wandung mit vielen Trabeculae carneae durchsetzt ist. An den Einmündungen der Venen befinden sich ringförmige Lagen von Muskelfasern, die sich eine Strecke weit auf die Venenstämme fortsetzen.

Die Capacität der beiden Vorhöfe ist etwas kleiner als die der beiden Ventrikel. Ihre Höhlungen sind von denen der Ventrikel beim Herzen des Menschen und der Säugethiere nicht durch Septa getrennt. Die venösen Ostien der Ventrikel sind daher ebenso weit wie die Vorhöfe an der Atrioventriculargrenze, so dass Vorhöfe und Ventrikel bei geöffneten Klappen einen einzigen weiten Sack bilden.

Innen ist die Herzwand mit dem Endocardion ausgekleidet, welches die Fortsetzung der Intima der Gefässe ist und sich durch Bindegewebe beträchtlich verstärkt. Dasselbe bildet durch Duplicaturen die Herzklappen. An den venösen Ostien der beiden Ventrikel liegen die Segel- oder Zipfelklappen, links die zweizipflige (Vulvula bicuspidalis), rechts die dreizipflige (Vulvula tricuspidalis). Die Membranen derselben entspringen mit breiter Basis rings am venösen Ostium und ragen mit ihren vielfach getheilten Zipfeln in die Höhlung des Ventrikels hinein, wo sie durch zahlreiche Chordae tendineae mit den Papillarmuskeln verbunden sind.

An den Ursprüngen der Aorta und Art. pulmonalis befinden sich die Valvulae semilunares, welche aus drei halbmondförmigen Membranen bestehen. In der Mitte der freien Ränder liegen kleine knorplige Knötchen, Noduli Arantii.

Die Herzpulsation. — Das Herz contrahirt sich in seinen einzelnen Abschnitten nach einem bestimmten Rhythmus. Den Zustand der Contraktion desselben nennt man Systole, den der Ruhe Diastole. An einem blossgelegten Herzen sieht man, dass rechte und linke Hälfte des Herzens immer zugleich pulsiren und dass Systole und Diastole der Vorhöfe und Kammern synchron erfolgen. Man kann eine ganze Periode der Herzpulsation in drei Phasen eintheilen. In der ersten Phase ziehen sich beide Vorhöfe zusammen, während die Ventrikel in Diastole verharren, in der zweiten Phase erfolgt die Systole der beiden Ventrikel, während die Vorhöfe erschlafft sind, in der dritten Phase verharren alle Herztheile im Zustande der Diastole.

In der Diastole füllen sich die Herzabschnitte stärker mit Blut an und dehnen sich dadurch aus, in der Systole ziehen sie sich zusammen und entleeren ihren Blutinhalt in bestimmter Richtung.

Die Klappeneinrichtungen. — Die Klappen des Herzens sind

Ventile, welche dem Blutstrom nur in einer Richtung den Durchtritt gestatten, in der anderen Richtung aber verschliessen. Während der Diastole der beiden Ventrikel sind die Atrioventricularklappen geöffnet und gestatten den Eintritt des Blutes aus den beiden Vorhöfen in die Ventrikel. Hingegen sind in dieser Zeit die beiden Semilunarklappen an der Aorta und Pulmonalis geschlossen und verhindern den Rückstrom des Blutes aus diesen in die Ventrikel. Während der Systole der beiden Ventrikel schliessen sich die beiden Atrioventricularklappen und verwehren dem Blute den Rückfluss in die Vorhöfe, dagegen öffnen sich die Aorten- und Pulmonalklappen und lassen das Blut in diese Gefässe eintreten.

Nach den Gesetzen der Hydrodynamik ist es klar, dass die Oeffnung und Schliessung der Klappen einzig und allein von den Druckunterschieden zu beiden Seiten derselben abhängt. Am einfachsten erscheint der Mechanismus der Semilunarklappen. Die Membranen derselben sind mit ihrem dem Ventrikel zugewendeten bogenförmigen Rande festgewachsen und flottiren mit ihrem freien Rande in das Lumen des Gefässes. Sie heissen daher auch ihrer Gestalt nach Taschenventile. Während der Systole der Ventrikel werden die Klappenmembranen durch den Blutstrom an die Wandungen des Gefässes gedrängt und lassen das Lumen desselben frei, bei der Diastole dagegen werden sie durch den in den Gefässen herrschenden Druck abgehoben und legen sich mit ihren freien Rändern so dicht an einander, dass sie das Lumen des Gefässes schliessen. Die Ränder der Klappen bilden beim Schluss die Figur eines dreistrahligen Sternes, die in ihrer Mitte befindlichen Noduli Arantii scheinen im Mittelpunkte des Lumens den Schluss zu vervollständigen. Die Länge der freien Klappenränder muss mindestens gleich dem Durchmesser des Gefässes sein, damit ein vollkommener Schluss stattfinde; in Wirklichkeit sind sie etwas länger.

Setzt man an einem frischen Herzen ein Glasrohr in die Arteria pulmonalis oder Aorta und giesst Wasser in dieses ein, so bleibt es darin stehen, wenn die Klappen gut schliessen. Von unten her betrachtet sieht man die ausgebuchteten an einander gelegten Klappenmembranen und kann eine starke Sonde zwischen ihnen durchführen, ohne dass Wasser ausfliesst.

Der Mechanismus der Atrioventricularklappen lässt sich nach E. H. Weber von den Röhrenventilen ableiten. Sie bilden im Princip ein weites, an den venösen Ostien der Ventrikel angewachsenes membranöses Rohr, welches, in mehrfache Zipfel getheilt, in die Höhle des Ventrikels hineinragt und hier durch Fäden befestigt ist. In der Diastole des Ventrikels legen sich die Membranen den Wandungen desselben flach an, während das Blut aus den Vorhöfen zuströmt. Sobald in der Systole des Ventrikels der Druck in demselben grösser wird als im Vorhof, werden die Röhrenventile von der Wandung abgehoben und legen sich mit ihren inneren Flächen an einander. Ohne die Befestigung ihrer Zipfel an den Chordae tendineae und den Papillarmuskeln würden sie aber in die Vorhöfe hineingestülpt werden. Diese verhalten sich zu den Klappenmembranen ähnlich wie Taue, welche ein vom Winde aufgeblähtes Segel festhalten. Die Membranen der Valv. bicuspid. im linken Ventrikel legen sich in einer unregelmässig geschlängelten Linie zusammen, die Membranen der Valv. tricuspid. im rechten Ventrikel bilden bei ihrem Schluss eine unregelmässig dreistrahlige Figur. Man be-

trachtet das Verhalten der Klappen, indem man die Vorhöfe eröffnet, durch diese Wasser in die Ventrikel einfüllt und die Systole durch den Druck mit der Hand gegen die Herzwand nachahmt. Die aufgeblähten geschlossenen Klappen bilden einen etwa kegelförmig gestalteten Körper mit concaven Flächen, dessen Spitze in den Hohlraum des Ventrikels hineinsieht. Wenn der Ventrikel sich zusammenzieht, so nähern sich seine Wände den Klappenmembranen fast bis zur Berührung, so dass nahezu der ganze Blutinhalt desselben ausgetrieben wird. Zu gleicher Zeit ziehen sich die Papillarmuskeln zusammen und verhüten durch ihre Verkürzung eine Ausbuchtung der Klappenmembranen in den Vorhof hinein, wodurch sie zugleich eine vollkommene Entleerung des Ventrikels begünstigen. Ludwig hat ferner bemerkt, dass die Chordae tendineae zweier benachbarter Klappenzipfel sich an denselben Papillarmuskel ansetzen. Dieses Verhalten hat den Vortheil, dass die Zusammenziehung des Muskels die Zipfelränder einander nähert und dadurch den Schluss der Klappe fester macht.

An der Einmündungsstelle der Venen in die Vorhöfe sind keine Klappenvorrichtungen angebracht. An diesen Stellen des Herzens sind keine Ventile erforderlich, um den Rückstrom des Blutes zu verhindern. Während der Systole der Vorhöfe kann das Blut aus ihnen ohne Widerstand in die vollkommen erschlafften Ventrikel einströmen. Dieses Einströmen wird dadurch beschleunigt, dass die Vorhöfe sich zuerst an den Venenmündungen durch die daselbst liegenden circulären Fasern verengen und durch eine Art von peristaltischer Contraktion das Blut nach den Ventrikeln hintreiben. Während dieser Zeit ist aber der Blutstrom aus den Venen nicht unterbrochen, sondern dauert durch den Vorhof hindurch in den Ventrikel hinein fort, so lange dieser in Diastole verharrt. Während der Systole der Ventrikel nehmen die erschlafften Vorhöfe wiederum grössere Blutmengen auf und bilden daher gewissermassen Reservoire, in denen sich das während der Ventrikelsystole aus den Venen nachströmende Blut ansammeln kann. Die Vorhöfe sind somit nur als vergrösserte pulsirende Venensinus zu betrachten. Würden die Venen direkt ohne solche in die Ventrikel münden, so würde bei jeder Ventrikelsystole eine Stockung des Blutstroms in ihnen stattfinden.

Das Tuberculum Loweri, eine Hervorwölbung der inneren Herzwand zwischen den beiden Hohlvenen, ist von Einigen als eine klappenartige Einrichtung angesehen worden, doch kann es unmöglich einen Verschluss bewirken. Andere meinen, dass es dazu diene, den Blutstrom aus den grossen Venen in das Innere des rechten Vorhofes abzulenken. Im linken Vorhof treten die Lungenvenen an jeder Seite schief durch die hintere Wandung desselben hindurch, so dass bei einer Druckerhöhung in diesem ein ventilartiger Verschluss derselben stattfinden könnte. Doch erscheint eine solche Einrichtung aus obigem Grunde kaum erforderlich.

Selbststeuerung des Herzens. — Besondere Klappeneinrichtungen kommen den Gefässen des Herzens zu. Im rechten Vorhof befindet sich die Mündung der Herzvene, an welcher eine Falte des Endocardions, die Valvula Thebesii, liegt. Ob diese als Klappe wirkt, ist fraglich. Eigenthümlicher ist das Verhalten der Coronararterien, welche in den Sinus Valsalvae der Aorta hinter den

Semilunarklappen entspringen. Brücke hat behauptet, dass bei der Systole des linken Ventrikels die Membranen der geöffneten Aortenklappe die Ursprünge der beiden Coronararterien verdecken, so dass der Blutzufluss zu ihnen in diesem Momente unterbrochen wird, während das Blut in der Diastole des Ventrikels frei einströmen kann. Er nannte diese Einrichtung die Selbststeuerung des Herzens. Die Bedeutung derselben soll nach seiner Ansicht darin liegen, dass die Entleerung der Herzarterien die Zusammenziehung des Ventrikels erleichtert, die Anfüllung derselben in der Diastole die Ausdehnung desselben befördert. Würde wie bei anderen Arterien in der Systole eine Drucksteigerung in den Coronararterien eintreten, so würde der im Ventrikel herrschende Druck, welcher auf den Herzwänden lastet, dem Drucke in den Arterien entgegenwirken und dem Blutstrom einen grossen Widerstand bieten. Brücke liess an einem todten Herzen Wasser unter Druck durch den linken Vorhof und Ventrikel in die Aorta strömen, in welche ein Glasrohr eingesetzt war, und fand, dass aus einer eröffneten Coronararterie kein Wasser abfloss, weil der Druck des strömenden Wassers die Klappenmembran an die Wandungen der Aorta drängte. Wurde aber der Strom zum Ventrikel abgeschlossen, so floss Wasser aus der Aorta durch die Coronararterie ab.

Es ist gegen die Brücke'sche Theorie der Selbststeuerung des Herzens von Hyrtl eingewendet worden, dass die Coronararterien zuweilen so hoch entspringen, dass sie von den Klappenmembranen nicht mehr gedeckt werden könnten. Indessen hat Brücke nachgewiesen, dass sie in 100 Fällen 96mal in den Sinus Valsalvae entspringen. Man hat ferner eingewendet, dass ein contrahirter Muskel dem Blutstrom keinen grösseren Widerstand biete als ein erschlaffter; doch ist das Herz nicht mit einem gewöhnlichen Muskel zu vergleichen, da es eine Höhle einschliesst, in welcher bei der Zusammenziehung ein hoher Druck erzeugt wird, welcher auf die Gefässe comprimirend wirkt. Es ist drittens behauptet worden (Ceradini), dass die Klappen bei ihrer Oeffnung sich gar nicht an die Gefässwand anlegten, sondern mit ihren freien Rändern nur eine dreieckige Oeffnung frei liessen. Wären aber die Ränder der Klappen so kurz, dass sie nicht bis zur Peripherie reichten, so würden sie auch keinen vollkommenen Klappenschluss herbeiführen können. Ausserdem ist eingewendet worden, dass an lebenden Thieren die Herzarterien nicht bei der Diastole, sondern wie andere Arterien bei der Systole des Ventrikels stärker spritzten (Perls). Eine solche Beobachtung kann indess nicht hinreichend genau ausgeführt werden, um eine sichere Entscheidung zu bringen. Es kann im ersten Momente der Systole, bis die Klappenmembran die Gefässwand erreicht hat, ein Blutstrahl aus der noch offenen Coronararterie austreten (Brücke)*).

Das Herz als Pumpe. — Das Herz ist nach seiner mechanischen Einrichtung im Wesentlichen mit einer Druckpumpe zu vergleichen. Eine solche Pumpe ist gewöhnlich so construirt, dass sie von der einen Seite her Flüssigkeit ansaugt, wenn der Kolben sich im Cylinder hebt, und dass sie, wenn der Kolben niedergeht, die Flüssigkeit nach der anderen

---

*) Es wird ferner eingewendet (Martin und Sedgwick), dass die manometrische Curve der Coronararterien mit der der Carotis übereinstimme, was nach der Brücke'schen Theorie nicht der Fall sein dürfte.

Seite hin vorwärts treibt. Das ist dann eine Saug- und Druckpumpe. Man hat daher lange Zeit geglaubt, dass auch das Herz eine solche Saug- und Druckpumpe sei, d. h. dass die beiden Ventrikel bei der Diastole das Blut aus den Vorhöfen ansaugten. Eine Saugwirkung der Ventrikel erscheint aber zum Zwecke ihrer Anfüllung durchaus nicht erforderlich, wenn man bedenkt, dass das Blut aus den Venen mit gewisser Geschwindigkeit anlangt und dass es in den erschlafften Ventrikel durch den Vorhof ohne Widerstand einströmen kann. Eine aktive Erweiterung der Herzhöhle durch Muskelfasern der Herzwand ist nicht denkbar, da diesen Fasern, wie sie auch gerichtet sein mögen, ein Punctum fixum ausserhalb des Herzens fehlt. Es blieben also nur elastische Kräfte übrig, welche im Sinne einer Ansaugung thätig sein könnten. Aber auch diese sind am lebenden oder frischen Herzen sehr gering. Das Herz ist nicht mit einem starrwandigen Kautschukballon zu vergleichen, welcher sich nach der Compression durch Elasticität ausdehnt und Flüssigkeit einsaugen kann. Die Wandungen sind vielmehr weich und schlaff, und ein leeres frisches Herz, das auf eine Unterlage gelegt wird, hat ein vollständig collabirtes Lumen. Die geringe Ansaugung, welche man an starren Herzen beobachtet hat (Fick), wenn man sie durch ein Rohr mit einer Flüssigkeit verbindet, kann für das lebende Herz nicht maassgebend sein. Brücke hat vermuthet, dass durch die Selbststeuerung des Herzens bei der Diastole das unter stärkerem Drucke in die Herzarterien einströmende Blut eine Erweiterung der Höhlen bewirke, indem es die Herzwandungen gleichsam erigire; indessen auch diese Kraft dürfte, wenn sie vorhanden wäre, kaum in Betracht kommen.

Ganz abzusehen hat man bei der vorliegenden Frage von der Ansaugung des Blutes durch die Aspiration des Thorax (s. 3. Cap. A.). Diese wirkt nur bei der Inspiration auf den Blutstrom in den Venen zum rechten Herzen fördernd ein. Nach Eröffnung des Thorax bei Thieren und Unterhaltung der künstlichen Respiration bleibt aber die normale Thätigkeit des Herzens ungestört. Eine Ansaugung des Blutes zum Herzen müsste daher, wenn sie überhaupt stattfände, auch in diesem Falle noch vorhanden sein. Goltz und Gaule suchten daher experimentell zu entscheiden, ob der Druck im Ventrikel während der Diastole ein negativer werde. Sie setzten ein Quecksilbermanometer durch ein Rohr mit diesem in Verbindung, indem sie einen elastischen Catheter durch die Carotis und Aorta in den linken Ventrikel einführten. Damit aber die positiven hohen Druckschwankungen während der Systole nicht das Quecksilber des Manometers in grosse Schwingungen versetzten, wurde zwischen diesem und dem Herzen ein Ventil eingeschaltet, welches sich in der Richtung des Stromes nach dem Manometer hin schloss. Das letztere konnte daher nur die Minima des Druckes angeben, und in der That beobachtete man ein treppenartiges Absinken des Druckes, isochron mit den Herzschlägen, bis auf —30 bis —40 mm Hg. Dieser negative Druck blieb auch nach Eröffnung des Thorax, wenn auch in geringeren Werthen, noch bestehen, konnte also nicht allein durch die Aspiration des Thorax hervorgebracht sein. Auffallend war indess, dass am rechten Ventrikel ein solcher negativer Druck in der Diastole nicht nachzuweisen war, obwohl er hier für die Förderung des Blutstromes von besonderem Nutzen sein müsste. Man hat desshalb angenommen, dass der negative Druck im linken Ventrikel nicht durch

Kräfte entsteht, welche während der Diastole die Herzhöhle ausdehnen, sondern dass er eine Folge der Herausschleuderung des Blutes bei der Systole ist. Die Blutmasse strömt mit einer so beträchtlichen Geschwindigkeit ab, dass sie hinter sich einen ansaugenden Raum erzeugt, wenn die Herzhöhle sich nicht mit derselben Geschwindigkeit auf Null verkleinert (Moëns). Der Moment der Ansaugung wird daher am Ende der Systole eintreten. Ob eine solche aber auf den Strom zum linken Vorhof unter normalen Bedingungen von Einfluss ist, ist durch Versuche bis jetzt nicht erwiesen.

Es geht aus alledem hervor, dass das Herz im Wesentlichen als Druckpumpe agirt und dass alle Kräfte desselben, welche das Blut vorwärts treiben, durch die Zusammenziehungen während der Systole entstehen.

Zu erwähnen ist ferner noch der Umstand, dass während der Ventrikelsystole das Volumen des ganzen Herzens sich verkleinert, bei der Diastole sich vergrössert (Meiocardie, Auxocardie). Das kommt daher, dass bei der Systole die Blutmasse nicht mit derselben Schnelligkeit, mit der sie aus den Ventrikeln ausgetrieben wird, in die Vorhöfe einströmen kann. Dadurch entsteht auch während der Systole bei geschlossenem Thorax eine schwache Ansaugung in demselben, welche sich in den Luftwegen zu erkennen giebt. Verbindet man ein kleines Wassermanometer dicht mit der Nase, während man die Luftwege schliesst, so sieht man mit jedem Pulsschlag eine Senkung eintreten, die sog. cardiopneumatische Druckschwankung (Ceradini). Auch hierdurch kann während der Ventrikelsystole etwas Blut in die Vorhöfe angesogen werden.

Form- und Lageveränderung des Herzens. — Der Herzstoss. — Das Herz erleidet während der Systole der Ventrikel eine Form- und Lageveränderung. Dieselbe giebt sich zum Theil an der äusseren Brustwand durch den Herzstoss oder Spitzenstoss zu erkennen, beim Menschen meist zwischen der fünften und sechsten Rippe links, etwas innerhalb der Mammillarlinie, welche man senkrecht durch die Brustwarze hindurchlegt. Der Herzstoss erfolgt synchron mit der Systole der Ventrikel, daher fast zugleich mit dem Puls in den grossen Arterien. Er besteht in einer Hervorwölbung der Brustwand, die mit ziemlicher Kraft erfolgt und durch das Auge wie durch den aufgelegten Finger wahrgenommen wird. Die Erschütterung nimmt nach der Herzbasis zu schnell an Stärke ab. Trifft der Herzstoss gerade eine Rippe, so ist die Erschütterung diffuser.

Die Formveränderung, welche der Ventrikel bei der Systole erfährt, besteht nach Ludwig in Folgendem. In der Diastole bildet der Ventrikel einen mit Flüssigkeit gefüllten Sack mit schlaffen Wänden. Er liegt mit seiner hinteren unteren Fläche der schrägen vorderen Fläche des Zwerchfells platt auf. Der Querschnitt des Herzens ist an der Basis ein Oval, dessen lange Axe von rechts nach links geht (s. Fig. 10). Zieht man eine Längsaxe des Herzens von der Basis zur Spitze (BS), so bildet diese mit der Basis einen spitzen Winkel (HBS) nach unten. Bei der Systole der Ventrikel nähert sich der Querschnitt des Herzens einem Kreise, die Längsaxe strebt sich senkrecht gegen die Basis zu stellen (BP) und die Spitze des Herzens drängt die Brustwand nach Aussen (P). Auch die auf dem Zwerchfell liegende Fläche des Herzens rundet sich ab, so dass es sich von ihm abhebt.

Mit dieser Formveränderung ist eine Lageveränderung des Herzens verbunden. Das Herz dreht sich in der Systole um eine durch die Basis gehende Queraxe, indem sich die Spitze gegen die Brustwand drängt. Es ist ferner an den blossgelegten Herzen von Thieren beobachtet, dass das Herz auch eine geringe Drehung um die Längsaxe, von oben gesehen im Sinne des Uhrzeigers, ausführt (Kürschner). In der Diastole, wie nach dem Tode, liegt der rechte Ventrikel mit seiner grösseren Fläche der Brustwand an, der linke nur mit einem schmalen Theile, während der letztere bei der Systole mehr nach vorn

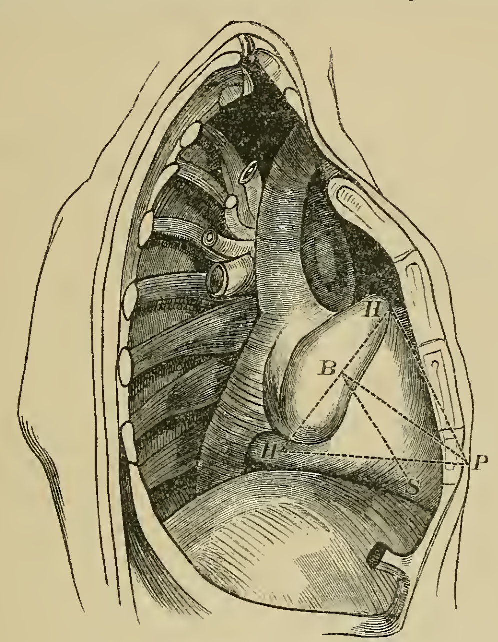


Fig. 10. Herzstoss nach Ludwig.

rückt. Diese Bewegung soll daher kommen, dass Aorta und Pulmonalis sich kreuzen und bei ihrer Dehnung in der Systole das Bestreben haben, sich parallel zu stellen (Kornitzer).

Gänzlich verlassen scheint die von Skoda und Gutbrodt aufgestellte „Rückstosstheorie“ des Herzstosses. Nach dieser sollte der Herzstoss zu Stande kommen wie der Rückstoss beim Abfeuern einer Kanone oder eines Gewehres. Dagegen spricht aber, dass das Blut nicht wie die Kugel frei nach Aussen geworfen wird, sondern in die mit dem Herzen verbundenen Gefässe, so dass eine Rückwirkung auf das Herz kaum denkbar ist.

Man könnte ferner meinen, dass eine Verlängerung der Aorta bei der Systole die Herzspitze nach vorn und abwärts gegen die Brustwand treibe. Aber in demselben Maasse als der Ventrikel sich entleert, verkürzt er sich auch in seiner Längsaxe, wodurch die Spitze nach oben rücken müsste. Es lässt sich jedoch nachweisen, dass keines von beiden der Fall ist, sondern dass die Herzspitze während der ganzen Pulsation beständig derselben Stelle der Brustwand anliegt. Erstens findet man am Cadaver die Herzspitze an derselben Stelle vor, an

welcher vor dem Tode der Herzstoss auftrat (Jos. Meyer). Zweitens hat Kiwisch an Thieren die Bewegungen des Herzens durch Einsenken von Nadeln durch die Brustwand beobachtet. Trifft die Spitze der Nadel die Atrioventricularfurche, so macht der äussere Theil der Nadel die grössten Excursionen von oben nach unten. Diese werden immer

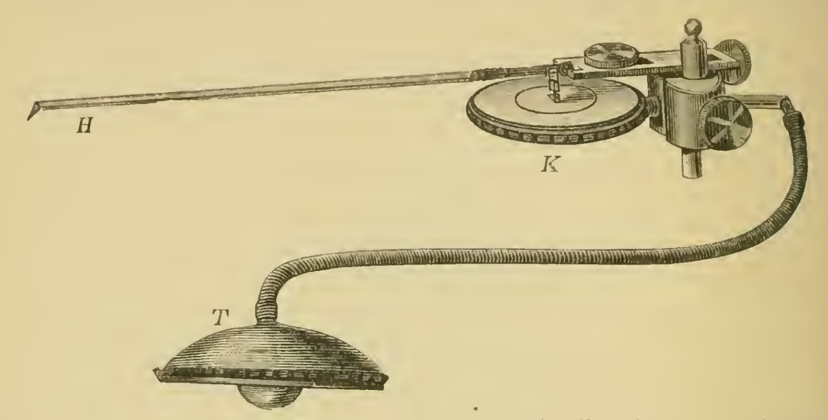


Fig. 11. Tambour enrégistreur von Marey: *K* Luftkapsel, mit einer Kautschukmembran überzogen; *H* Schreibhebel; *T* eine Luftkapsel mit Pelotte, auf die Brustwand aufzusetzen. — Cardiograph.

kleiner nach der Herzspitze hin und sind am kleinsten, wenn die Nadel in der Herzspitze sitzt. Die Herzspitze bleibt daher während der Pulsation nahezu in derselben Höhe, und die Atrioventriculargrenze schiebt sich bei der Diastole nach oben, bei der Systole nach unten. Dasselbe sieht man auch sehr deutlich am blossgelegten Froschherzen. Die in das Herz eingesenkte Nadel macht ausserdem auch noch eine kleinere Schwingung von rechts nach links in Folge der Rotation des Herzens um die Längsaxe, so dass die Schwingung eine deutlich elliptische bis kreisförmige ist.

Man hat ferner den Herzstoss durch graphische Methode aufgezeichnet. Am besten geschieht dies mit Hülfe eines Sphygmographen oder eines pneumatischen Tambour enrégistrateur von Marey (Fig. 11). Die so erhaltenen Curven haben die durch Fig. 12 angegebene Gestalt:

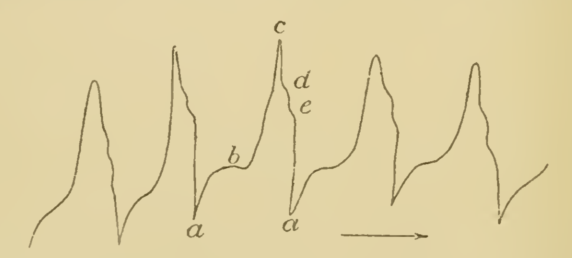


Fig. 12. Herzstosscurve: *a b* Diastole, *b c d e* Systole des Ventrikels.

a b c d e a. In der Diastole sieht man schon ein geringes Ansteigen *b* der Curve in Folge der Anfüllung des Ventrikels, bei der Systole steigt sie steil in die Höhe bis *c* und auf dem abfallenden Schenkel zeigt sie eine oder mehrere secundäre Schwankungen *d* und *e*, welche denen der Pulscurve ähnlich sind (s. d. Cap. A. 2. a) (Marey, Landois).

Die Herztöne. — Die Herzpulsation ist von Tönen begleitet, welche man von der Brustwand aus hören kann, indem man das Ohr auflegt oder ein Stethoskop aufsetzt. Laënnec (1819) hat dieselben zuerst genauer untersucht. Sie bilden ebenso wie der Herzstoss ein wichtiges diagnostisches Merkmal für die Untersuchung des Herzens im kranken Zustande.

Man hört während einer Herzpulsation zwei Töne. Der erste Ton fällt mit der Systole der Ventrikel zusammen, er ist tiefer, dumpfer und länger an Dauer als der zweite. Der zweite Herzton tritt im Beginne der Diastole der Ventrikel auf, er ist höher, kürzer dauernd, hell und klappend.

Man hat die Höhe der Töne zu bestimmen gesucht und giebt an, dass die Höhe des ersten Tones zwischen den Noten dis — g liege, die des zweiten eine Terz oder Quart höher zwischen den Noten fis — b. Jedoch geht aus ihrer Entstehung hervor, dass sie nicht aus reinen Tönen bestehen können, sondern die angegebenen Töne in einer zusammengesetzten Klang- und Schallmasse enthalten. Der erste Ton wird am lautesten in der Gegend der Herzspitze gehört, seine Stärke nimmt über den Ventrikel nach Herzbasis hin ab. Der zweite Herzton ist am stärksten über dem Ursprung der Aorta und Pulmonalis, im zweiten Intercostalraum rechts und links vom Sternum.

Als Ursache der Herztöne hat man von vorneherein den Schluss der Herzklappen angesehen. Eine unter Wasser plötzlich angespannte Membran giebt einen Ton von sich, dessen Höhe von den Dimensionen und der Spannung der Membran abhängig ist und sehr schnell gedämpft wird. Der zweite Herzton stimmt in seiner Klangfarbe sehr gut mit dem Charakter eines solchen Tones überein. Da derselbe in dem Momente entsteht, in welchem die Semilunarklappen sich schliessen, so geht schon daraus hervor, dass er durch den Klappenschluss erzeugt wird. Dies ist noch sicherer dadurch bewiesen worden, dass er verschwindet, wenn man bei Thieren die Klappen zerstört oder noch besser, wenn man durch Zuklemmung der Hohlvenen das Herz auf einige Secunden blutleer macht.

Die Ursache des ersten Herztones ist schwieriger zu ermitteln. Am nächsten liegt die Annahme, dass auch dieser durch den Schluss der Atrioventricularklappen entstehe. Es ist in der That gar nicht einzusehen, wesshalb diese Klappen bei ihrer Anspannung nicht einen hörbaren Ton erzeugen sollten. Man hat aber gegen diese Erklärung eingewendet, dass der Ton so lange dauere, als die Systole der Ventrikel anhält, daher durch den Klappenschluss nicht allein bedingt sein könne. Es ist desshalb angenommen worden, dass der Herzmuskel bei seiner Zusammenziehung einen Muskelton hervorbringe, wie der Skelettmuskel bei seiner Contraktion einen solchen erzeugt (s. 9. Cap. A. 1.). Ludwig und Dogiel haben an dem blutleeren Herzen des Hundes nach Zuklemmung der Hohlvenen den ersten Herzton noch wahrgenommen; auch an dem ausgeschnittenen unterbundenen und blutleeren und in Blut eingetauchten Herzen haben sie den ersten Herzton noch gehört. Man nimmt daher an, dass der erste Herzton aus einer Combination eines Klappen- und eines Muskeltones zusammengesetzt sei. Wintrich giebt an, dass man mit Hilfe eines Resonators den Klappenton von dem Muskelton trennen kann.

Gegen die Entstehung eines Muskeltones bei der Systole des Herzens liesse sich einwenden, dass die Contraktion des Herzmuskels kein Tetanus, sondern eine lang dauernde Zuckung ist (s. 9. Cap. A. 5.). Dies ist zwar richtig, doch kann eine Zuckung auch einen Schall erzeugen, und da die Fasern des Herzens sich nicht alle ganz gleichzeitig zusammenziehen, so kann dadurch ein andauernder Schall entstehen. Der musikalisch bestimmbare Ton gehört wohl ausschliesslich dem Klappenton an.

Der Ludwig-Dogiel'sche Versuch muss am Herzen eines mit Curare gelähmten und nach künstlicher Athmung stark abgekühlten Thieres angestellt werden. Das leere, gut unterbundene Herz wird in einen mit Blut gefüllten Trichter an einem Faden frei eingetaucht. Das mit einer Membran zugebundene Trichterrohr ist mit einem Schlauch verbunden, welcher in das Ohr gesteckt wird.

Die Herztöne sind desshalb wichtige diagnostische Zeichen für den Zustand des Herzens, weil unter krankhaften Verhältnissen sich zu ihnen mannigfache Geräusche hinzugesellen.

Frequenz und Dauer der Herzpulsationen. — Die Frequenz der Herzpulsationen beträgt beim Erwachsenen unter normalen Bedingungen 65—75 in der Minute.

Vor der Geburt beobachtet man am Fötus etwa 180 Pulse in der Minute, die man an der Bauchwand der Schwangeren durch das Ohr wahrnehmen kann. Nach der Geburt sinkt die Frequenz auf 150 herab, bleibt in den ersten Lebensjahren nahezu 100 und sinkt mit dem Wachsthum bald auf die des Erwachsenen herab. Beim weiblichen Geschlecht ist sie cet. par. etwas höher als beim Manne. Im höheren Alter soll sie wieder ein wenig steigen.

Die Pulsfrequenz wird von physiologischen Umständen in hohem Grade beeinflusst. Am geringsten ist sie bei vollkommener Ruhe des Körpers, in horizontaler Lage, am niedrigsten im Schlafe. Aufrichten und Bewegung erhöht die Pulszahl. Ferner wird sie durch Nahrungsaufnahme gesteigert. Erregungen und Thätigkeiten verschiedener Art können die Pulsfrequenz vermehren.

Man sieht im Allgemeinen eine tägliche Schwankung der Pulszahl auftreten, welche ungefähr mit der der Körperwärme und der CO_2-Production einhergeht. Ein Maximum der Pulsfreqenz erfolgt in den Nachmittagsstunden, das Minimum in den Morgenstunden des Schlafes.

Die Aenderungen der Herzthätigkeit während des Lebens sind den Einwirkungen des Blutes, der Circulation, der Temperatur und anderen Einflüssen auf das Nervensystem des Herzens und dessen Muskelapparat zuzuschreiben.

Die Dauer der einzelnen Herzphasen hat man in verschiedener Weise zu bestimmen gesucht. Die Dauer der Ventrikelsystole maass A. W. Volkmann, indem er die Zeit vom Beginne des ersten Herztones bis zu dem des zweiten mit Hilfe von schlagenden Pendeln ermittelte, deren Schlag auf beide Töne eingestellt wurde. Donders markirte nach dem Gehör die Momente des ersten und zweiten Herztones durch Druck auf einen Zeichenhebel an einem rotirenden Cylinder. Man findet bei einer ganzen Periode der Herzpulsation von 0,72 Secunden eine Dauer der Systole von 0,327—0,301 Secunden. Die Dauer der Vorhofssystole lässt sich beim Menschen nicht unmittelbar messen.

Man hat die Zeit einer ganzen Periode des Herzschlages beim Menschen hiernach in ungefähr sechs gleiche Zeitabschnitte eingetheilt. Die ersten zwei Zeitabschnitte rechnet man auf die Systole der Vorhöfe, die drei folgenden auf die Systole der Ventrikel und das letzte Sechstel auf die Diastole des ganzen Herzens.

Beifolgende Fig. 13 versinnlicht schematisch diese Verhältnisse des Herzrhythmus, indem die obere Linie *A* die Systole und Diastole

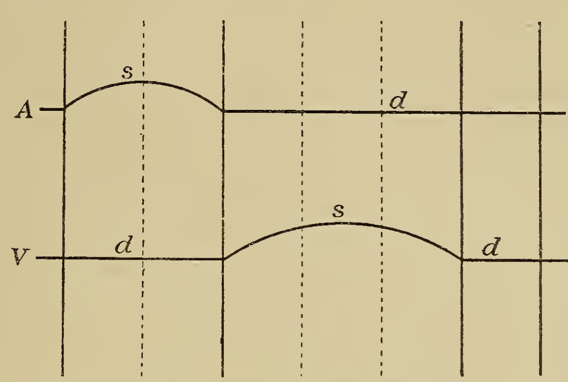


Fig. 13. Phasen der Herzpulsation.

der Vorhöfe, die untere Linie *V* die der beiden Ventrikel darstellt und die krumme Linie die Systole, die gerade die Diastole bedeutet.

Es ist zu bemerken, dass bei Veränderungen der Frequenz die Systolen beider Herzabschnitte in ihrer Dauer nicht sehr variiren, wohl aber das letzte Sechstel der Diastole des ganzen Herzens, so dass sich dieser Zeitraum bei schnellem Pulse verkürzt und ganz verschwindet.

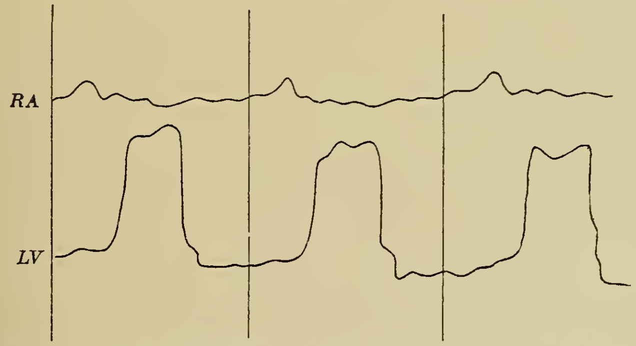


Fig. 14. Curven der Herzphasen: *RA* Rechtes Atrium, *LV* linker Ventrikel.

Bei sehr beschleunigtem Pulse unter physiologischen und pathologischen Verhältnissen verkürzt sich auch die Dauer der Systolen.

Es ist ferner zu bemerken, dass bei verschiedenen Thieren die Dauer der einzelnen Herzphasen ganz verschiedene Werthe haben kann. Solche Beobachtungen sind daher für das Herz des Menschen nicht maassgebend, wie vielfach angenommen zu werden scheint. Chauveau und Marey haben an Pferden die Phasendauer gemessen. Sie führten an einem Katheter einen mit Luft aufgeblasenen kleinen Ballon von der Vena jugularis aus in den rechten Vorhof und von der Carotis aus einen

zweiten in den linken Ventrikel ein und verbanden beide mit einem Marey'schen Tambour (s. Fig. 11). Man erhält auf diese Weise zwei Curven, wie Fig. 14 zeigt, von denen die obere die Vorhofs-, die untere die Ventrikelpulsation angiebt. Man sieht auch hier, dass die Kammersystole länger dauert als die Vorhofssystole. Man sieht ferner, dass auch schon während der Vorhofssystole im Ventrikel durch die Blutfüllung eine kleine Druckerhöhung eintritt.

2. Der Blutstrom in den Gefässen.

Das Gefässsystem bildet ein verzweigtes Röhrensystem aus elastischen Wandungen, durch welches das Blut von der intermittirend wirkenden Kraft der Herzpumpe hindurchgetrieben wird. Bei der Verzweigung der Arterien nimmt der Einzelquerschnitt derselben bis zu den Capillaren beständig ab, während der Gesammtquerschnitt zunimmt. In den Capillaren erreicht der Einzelquerschnitt ein Minimum, der Gesammtquerschnitt des Systems dagegen ein Maximum. In den Venen nimmt von den Capillaren nach dem Herzen hin der Einzelquerschnitt wieder zu, der Gesammtquerschnitt dagegen beständig ab. Unter Gesammtquerschnitt oder Weite des Strombettes versteht man die Summe aller Querschnitte in allen gleich grossen Gefässen in einer gewissen Entfernung vom Herzen.

Die Gesetze der Strömung in Röhren, soweit sie für das Verständniss der Blutströmung von Wichtigkeit sind, lassen sich folgendermassen darstellen.

Erster Fall: Eine Flüssigkeit strömt aus einem Reservoir unter constant bleibendem Drucke H durch ein horizontal liegendes Rohr aus

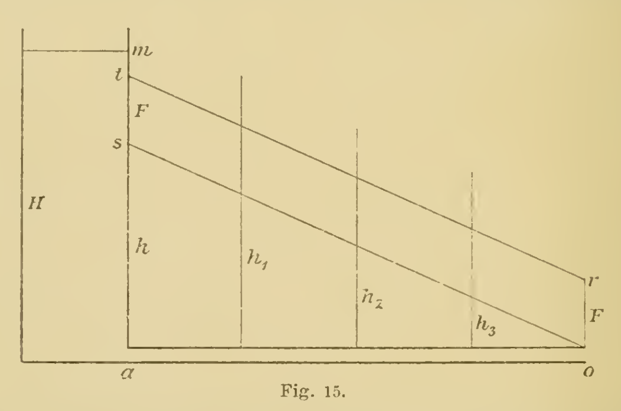


Fig. 15.

starren Wandungen von gleichbleibendem Durchmesser und fliesst durch die Oeffnung o frei nach Aussen ab (Fig. 15).

a) Die Geschwindigkeit v des Stromes ist an jedem Punkte des Rohres dieselbe. Man kann sie messen, indem man die in einer Secunde ausfliessende Menge m misst und durch den Querschnitt des Rohres q dividirt: $v = \frac{m}{q}$. Durch einen jeden Querschnitt des Rohres fliesst in einer Secunde die Flüssigkeitsmenge $m = v \cdot q$.

b) Der Widerstand, welchen das Rohr dem Strom entgegenstellt, wird durch Reibung verursacht. Diese Reibung findet bei netzenden Flüssigkeiten nicht zwischen der Wandung und der Flüssigkeit statt, sondern zwischen der wandständigen durch Adhäsion festgehaltenen Flüssigkeitsschicht und den strömenden Flüssigkeitstheilchen. Die Grösse des Widerstandes ist daher nur von der Beschaffenheit der Flüssigkeit abhängig und zwar von ihrer inneren Reibung (Reibungscoefficient). Bei ein und derselben Flüssigkeit nimmt die Grösse des Widerstandes cet. parib. mit der Länge des Rohres zu, mit der Weite desselben ab.

Bei weiteren Röhren ist der Widerstand annähernd dem Radius umgekehrt proportional (A. W. Volkmann): $W = K \cdot \frac{2r\pi}{r^2\pi} = \frac{2K}{r}$.

c) Der Druck ist diejenige Kraft, welche den Widerstand überwindet und der Flüssigkeit eine gewisse Geschwindigkeit ertheilt. Die Druckkraft nimmt daher proportional den überwundenen Widerständen in dem Rohre ab und ist an der Oeffnung desselben gleich Null. Der Druck sinkt in dem Rohr ao in einer geraden Linie so ab (Porseuille). Setzt man an verschiedenen Punkten Manometer auf, so erhält man die Druchhöhen h_1 h_2 h_3.

An jeder Stelle des Rohres ist der Druck dem Wege bis zum Ende desselben oder dem noch zu überwindenden Widerstande proportional.

Ein zweiter Theil der Druckkraft verwandelt sich in die lebendige Kraft der fliessenden Masse. Diese strömt mit der Geschwindigkeit v aus der Oeffnung o aus. Würde sie an diesem Punkte mit dieser Geschwindigkeit in die Höhe geworfen werden, so würde sie bis zu einer Höhe F emporsteigen. Die Geschwindigkeitshöhe F ist gleich $\frac{v^2}{2g}$ (Fallgesetz). Trägt man F auf die Druckhöhe auf und zieht die mit so parallele Linie rt, so sieht man, dass von der Druckkraft H, das Stück h zur Ueberwindung des Widerstandes, das Stück F zur Ertheilung der Geschwindigkeit verbraucht wird. Ein kleiner Rest der Druckkraft mt dient in diesem Falle dazu, die Flüssigkeit aus dem weiten Gefäss in das enge Rohr ao zu treiben. Die Geschwindigkeitshöhe plus der Druckhöhe ist die Steighöhe, bis zu welcher die Flüssigkeit aus einer Oeffnung des Rohres wie bei einem Springbrunnen in die Höhe spritzen würde.

Zweiter Fall: Die Flüssigkeit fliesst (Fig. 16) erst durch das engere Rohr *1*, dann in das weite Rohr *2*, und schliesslich wieder durch das dem ersten gleiche Rohr *3*.

Die Geschwindigkeit des Stromes ist unter diesen Bedingungen in den Röhren umgekehrt proportional den Querschnitten. Dies gilt auch für den Fall, dass eine beliebige Anzahl von Röhren mit verschiedenen Querschnitten hinter einander folgten. Durch einen jeden Querschnitt der hinter einander geschalteten Röhren muss in 1 Secunde dieselbe Flüssigkeitsmenge hindurchtreten. Es ist also $v_1 \cdot q_1 = v_2 \cdot q_2 = v_3 \cdot q_3$ u. s. w., oder $v_1 : v_2 = q_2 : q_1$. Aus demselben Grunde verlangsamt sich die Strömung in einem Flusse, wenn das Strombett sich erweitert, nimmt dagegen an Geschwindigkeit zu an den Stellen, wo das Strombett sich verengt.

Der Widerstand ist in den weiten Röhren kleiner als in den engeren. Es wird daher bei gleicher Länge in einem weiten Rohr weniger von der Druckkraft verbraucht als in einem engen, d. h. der

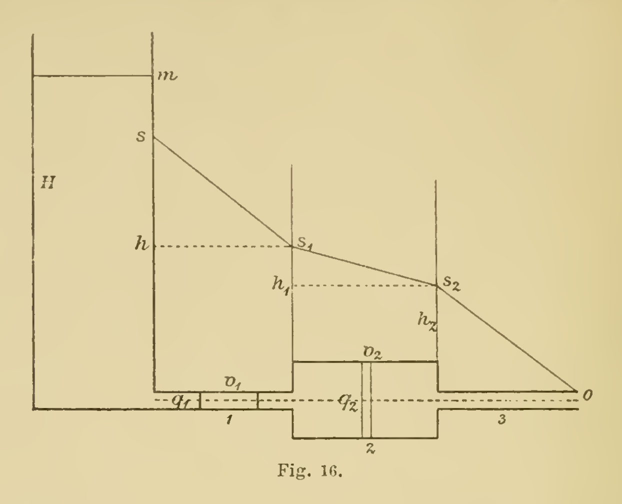


Fig. 16.

Druck nimmt in einem weiten Rohr langsamer ab als in einem engen. Sieht man von den Druckänderungen ab, welche bei einem plötzlichen Uebergang eines engen in ein weites und umgekehrt stattfinden, so stellt die gebrochene Linie $s s_1 s_2 o$ die Linie dar, in welcher der Druck von dem Anfang bis zum Ende der Strombahn sinkt. In dem Rohr *1* dient die Druckdifferenz $h - h_1$, im Rohr *2* die kleinere Differenz $h_1 - h_2$ und im Rohr *3* der wiederum grössere Rest h_2 zur Ueberwindung der Widerstände. Daher sinkt die Linie $s_1 s_2$ langsamer ab als $s s_1$ und $s_2 o$.

Dritter Fall: Die Flüssigkeit strömt aus dem ersten Rohr in ein zweites engeres und aus diesem wieder in ein weiteres Rohr *3*

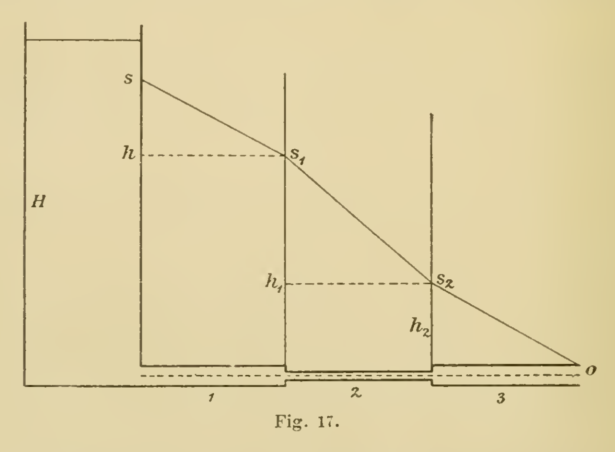


Fig. 17.

(Fig. 17). Auch in diesem Falle müssen sich die Geschwindigkeiten des Stromes umgekehrt wie die Querschnitte der Röhren verhalten. Die Linie des Druckes dagegen sinkt in dem ersten Rohr langsam ($s s_1$).

in dem zweiten Rohr schneller ($s_1 s_2$), in dem dritten Rohr wieder langsamer ($s_2 o$) bis auf Null.

Vierter Fall: Da nun das Gefässsystem aus einem verzweigten Röhrensystem besteht, so muss erörtert werden, welchen Einfluss die Verzweigung der Röhren auf den Flüssigkeitsstrom ausübt. Der Einfachheit halber soll angenommen werden, dass das verzweigte Röhrensystem (Fig. 18) ein symmetrisch gestaltetes sei, d. h., dass alle durch Verzweigung hervorgehenden Röhren gleicher Weite symmetrisch zu

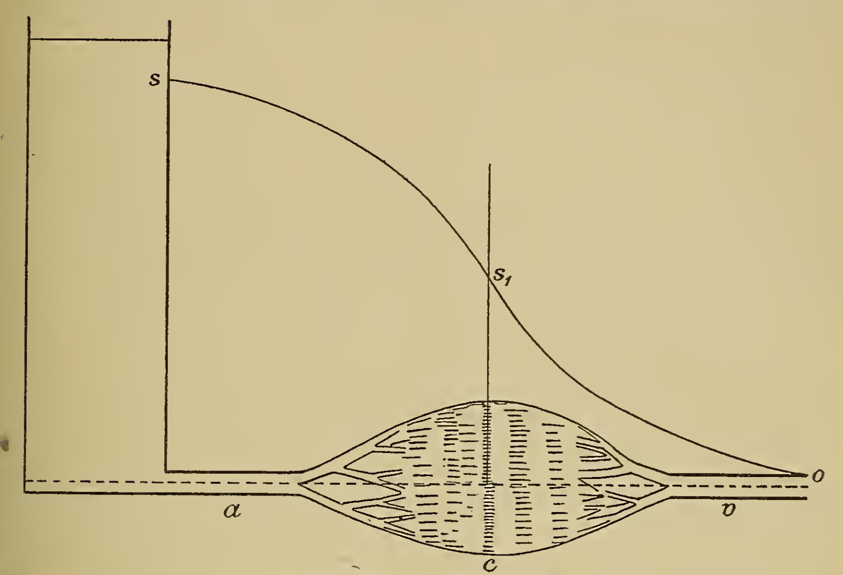


Fig. 18. Hämodynamisches Schema.

einander lägen. Das ist zwar im Gefässsystem nicht der Fall, doch lässt sich leicht erkennen, dass die Abweichungen davon keinen grossen Einfluss auf den Vorgang der Strömung haben werden.

Für ein solches Röhrensystem lassen sich zwei wichtige Sätze hinstellen:

1. Die Geschwindigkeiten der Flüssigkeit an verschiedenen Punkten des Systems verhalten sich umgekehrt wie die Gesammtquerschnitte. Wenn die Flüssigkeit in *a* unter gleichbleibendem Druck mit constanter Geschwindigkeit einströmt, so strömt sie auch in *o* mit constanter Geschwindigkeit aus, es muss daher durch jeden Gesammtquerschnitt des Systems in der Secunde dieselbe Flüssigkeitsmenge hindurch fliessen.

2. Der an jedem Punkte des Systems herrschende Druck ist proportional der Summe der Widerstände, welche die Flüssigkeit bis zum Ende des Systems zu überwinden hat.

Bei der Verzweigung der Röhren in dem Gefässsystem nimmt nun beständig der Einzelquerschnitt ab, während der Gesammtquerschnitt beträchtlich wächst. Ueberlegt man, welchen Einfluss dieses Verhalten auf die Widerstände ausübt, so gelangt man zu dem Resultate,

dass die Erweiterung des Gesammtquerschnittes den Widerstand vermindert, dass hingegen die Verengerung der Einzelquerschnitte den Widerstand mit der Verzweigung vermehrt. Da nun die Verzweigung bis zur Bildung von Capillarröhren vorschreitet, in denen der Widerstand in viel höheren Verhältnissen mit der Abnahme des Durchmessers wächst, als in weiteren Röhren, so überwiegt in dem Gefässsystem in hohem Maasse die Zunahme des Widerstandes von den Arterien bis zu den Capillaren. In den Capillarröhren verursacht die Reibung der Flüssigkeitstheilchen eine Verzögerung, welche von der Axe bis zur Wandung schnell zunimmt, so dass sich die Flüssigkeit in der Axe am schnellsten bewegt.

Nach Poiseuille sind die Geschwindigkeiten in den Capillarröhren cet. par. proportional den Quadraten des Durchmessers ($v = \frac{hd^2}{l}$, wo h der Druck, l die Länge, d der Durchmesser des Capillarrohres ist).

Auf das Verhältniss der Geschwindigkeiten zu einander in verschiedenen Abschnitten des Röhrensystems hat die Verzweigung keinen Einfluss, sondern nur auf die absoluten Werthe derselben. Der absolute Werth der Geschwindigkeiten in jedem Gesammtquerschnitt wächst mit der Abnahme des Gesammtwiderstandes und nimmt mit der Zunahme des Gesammtwiderstandes in dem ganzen System ab.

Die Geschwindigkeit des Blutstroms muss demnach an dem Ursprung der Arterien (a) am grössten sein, nimmt mit der Vergrösserung des Gesammtquerschnittes in den Arterien ab und ist in den Capillaren (c), die den grössten Gesammtquerschnitt haben, am kleinsten, in den Venen dagegen nimmt nach dem Herzen hin die Geschwindigkeit des Blutstromes mit der Verkleinerung des Gesammtquerschnittes continuirlich zu. Die Geschwindigkeiten sind umgekehrt proportional den Gesammtquerschnitten.

Der grosse Widerstand in den Capillaren ist daher nicht die Ursache der Verlangsammung des Blutstroms in ihnen, sondern nur die Erweiterung des Strombettes. In ähnlicher Weise verlangsamt sich die Strömung eines Flusses, wenn er sich in viele enge Arme theilt, deren Querschnitte zusammen grösser sind als die des ungetheilten Strombettes. Der Widerstand der Capillaren wie der aller übrigen Theile des Systems beeinflusst aber die absolute Geschwindigkeit, mit der das Blut in die Aorta einströmt.

Die Höhe des Druckes an jedem Punkt des Gefässsystems lässt sich folgendermaassen ableiten. Würde bei der Verzweigung der Gefässe das Kaliber immer dasselbe bleiben, so würde sich der Druck in ähnlicher Weise ändern wie in Fig. 16, in welcher sich in der Mitte des Systems ein weiteres Rohr befindet. Der Widerstand würde mit der Verzweigung abnehmen, und die Linie des Druckes würde Anfangs schneller, dann immer langsamer und schliesslich bei der Vereinigung der Röhren wieder schneller sinken. Da aber mit der Verkleinerung der Einzelquerschnitte die Widerstände beträchtlich wachsen, so nähert sich die Linie, in welcher der Druck im Gefässsystem absinkt, mehr oder weniger derjenigen in Fig. 17, wo das engere Rohr sich in der Mitte des Systems befindet. Im Gefässsystem sinkt daher der Druck in einer Curve ss_1o ab (Fig. 18), welche über der punktirten Axe ao des

Systems errichtet ist und deren Ordinaten den Druck angeben. An jedem Punkte des Systems ist der Druck proportional der Summe der Widerstände bis zum Ende desselben. In den grösseren Arterien ist die Abnahme des Druckes nur eine geringe, weil die Widerstände nur wenig zunehmen. In den kleinsten Gefässen und Capillaren (*c*) ist die Druckabnahme am stärksten, weil die zu überwindenden Widerstände am grössten sind. In den Venen ist die Druckabnahme eine sehr langsame, da die Widerstände bis zum Herzen immer kleiner werden.

Wir haben angenommen, dass das betrachtete Röhrensystem mit einer freien Ausflussöffnung ende. Dies ist beim Gefässsystem in Wirklichkeit zwar nicht der Fall, aber diese Voraussetzung wird sich rechtfertigen, da der Druck in den grossen Venen gleich Null wird, ja sogar durch die Aspiration des Thorax (s. S. 86) unter Null sinkt. Die Stelle des Nulldruckes ist daher einer Ausflussstelle gleichwerthig.

Wellenbewegung. — Das Gefässsystem weicht nun dadurch von dem betrachteten Schema ab, erstens dass die Wandungen desselben elastisch sind und zweitens, dass die Druckkraft von Seiten des Herzens nicht constant, sondern intermittirend wirkt. Würde die Druckkraft bei elastischer Wandung des Systems eine constante sein, so würden sich die Röhren an allen Punkten, entsprechend dem daselbst herrschenden Drucke, ausdehnen, die Strömung würde aber überall eine stationäre bleiben. Würde die Druckkraft bei starren Wandungen des Systems intermittirend wirken, so würde auch die Strömung eine discontinuirliche sein. Die intermittirend wirkende Herzkraft hingegen bringt vermittels der Elasticität der Gefässwandungen eine Wellenbewegung hervor, welche sich eine Strecke weit über die Gefässbahn fortpflanzt und in dem Puls der Arterien zur Erscheinung kommt.

Die Pulswelle kommt auf dieselbe Weise zu Stande, wie eine jede Schlauchwelle in einem elastischen, mit Flüssigkeit gefüllten Schlauche, wenn an einer Stelle desselben mit einer gewissen Geschwindigkeit Flüssigkeit eingetrieben wird. Die Brüder E. H. und W. Weber haben die Gesetze einer solchen Wellenbewegung durch viele genaue Experimente ermittelt. Fig. 19 stellt eine Schlauchwelle dar, welche durch

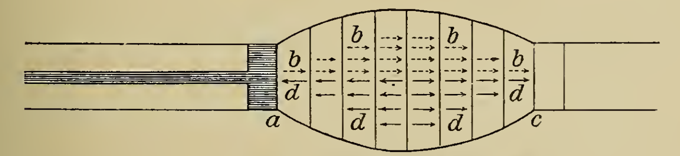


Fig. 19. Schlauchwelle nach Weber.

Stoss eines Kolbens bei *a* entstanden sein mag und sich gerade um ihre eigene Länge bis *c* fortgepflanzt hat. Diese wird sich nun in der Richtung des Stosses weiter über den Schlauch in derselben Gestalt fortpflanzen. Die kleinen Pfeile stellen die Kräfte vor, welche in dem gedachten Momente auf die Wassertheilchen einwirken. In der vorderen Hälfte der Welle addiren sich die elastischen Druckkräfte *d* zu den Beschleunigungen *b*, welche die Wassertheilchen durch den Stoss erhalten haben, in der hinteren Hälfte dagegen wirken diese Druckkräfte *d* den beschleunigenden Kräften *b* entgegen. In diesem Theile

wird daher die Bewegung bald zur Ruhe kommen, während die Bewegung sich in der Richtung des Stosses fortpflanzen muss.

Die oben betrachtete Welle ist eine positive oder Bergwelle. Hat man den Schlauch an einer Stelle comprimirt, so entsteht beim Aufheben der Compression eine negative oder Thalwelle, die sich in derselben Weise wie die positive fortpflanzt. In einer jeden Wasserwelle machen die Theilchen an der Oberfläche eine kreisförmige Bahn. Die Bergwelle führt jedes Theilchen in der Richtung der Fortpflanzung vorwärts, die Thalwelle führt es wieder zurück. Ebenso verhält es sich auch in einer aus Berg und Thal bestehenden Schlauchwelle. In der Bergwelle schwingt ein jedes Theilchen in einem Bogen von der Axe des Rohres nach der Peripherie und zurück (Fig. 20), in einer Thalwelle umgekehrt.

Die Geschwindigkeit der Wellen beträgt in Kautschukröhren nach den Versuchen der Gebrüder Weber etwa 14—15 m in 1 Secunde. In diesen Röhren von vollkommener Elasticität pflanzen sich Berg- und Thalwellen mit gleicher Geschwindigkeit fort. Auch die Höhe und Länge der Wellen hat keinen merklichen Einfluss auf ihre Geschwindigkeit. Anders dagegen verhält es sich mit Röhren von unvollkommener Elasticität, wie in Darmschläuchen. In diesen pflanzen sich positive Wellen schneller fort als negative, im Verhältniss 11 : 7, und die Geschwindigkeit der Wellen nimmt mit der Spannung des Schlauches und mit der



Fig. 20. Schwingungen der Flüssigkeitstheilchen.

Stärke des Stosses, also mit der Wellenhöhe, zu. Auch wächst in diesem Falle die Länge der Wellen mit ihrer Fortpflanzung. Diese Verhältnisse gelten wahrscheinlich auch für die Blutgefässe. Wenn der Schlauch an seinem Ende geschlossen ist, so tritt daselbst eine positive Reflexion ein, ist der Schlauch dagegen offen, so entsteht durch Reflexion eine negative Welle.

In dem Gefässsystem nimmt die Pulswelle bei ihrer Fortpflanzung an Grösse beständig ab, erstens durch die Vergrösserung des Gesammtquerschnitts, indem sich ihre anfängliche Höhe auf die grössere Zahl der Arterien vertheilt, zweitens durch die Reibung der Flüssigkeitstheilchen, insbesondere in den kleinsten Arterien, und drittens durch Reflexionen. Die Pulswelle verschwindet daher in den kleinsten Arterien und Capillaren und kommt in den Venen nicht wieder zum Vorschein.

Eine jede Pulswelle erzeugt in den Arterien eine Steigerung des Druckes, welche sich mit ihr über die Arterienbahn fortpflanzt und dabei immer kleiner wird. Der Druck steigt und sinkt daher mit der Systole und Diastole der Ventrikel in den Arterien innerhalb gewisser Grenzen. Da aber die Pulsationen schnell erfolgen, so bleibt der Druck beständig auf einer mittleren Höhe stehen. Denkt man sich, dass bei stillstehendem Herzen (z. B. bei Vagusreizung) der Druck im ganzen Gefässsystem sich ausgeglichen hätte und das Herz nun anfange, in einem gewissen Tempo zu pulsiren, so würde der Druck allmählig bis zu der normalen Höhe in den Arterien ansteigen. Ist dieser Zustand erreicht, so fliesst

vermöge des Druckunterschiedes durch die Capillaren in die Venen in der Zeiteinheit gerade soviel Blut ab, als das Herz aus den Venen in die Arterien einpumpt. Die Druckhöhe schwankt in den Arterien zwischen gewissen Grenzen auf und ab.

Ebenso wie der Druck muss auch die Geschwindigkeit des Blutstromes mit jeder Systole eine Beschleunigung erfahren, welche am Anfang des Arteriensystems am grössten ist und nach den kleinen Arterien hin allmählig bis Null abnimmt. In den kleinsten Arterien und den Capillaren bewegt sich daher der Blutstrom mit einer unter gleichen Bedingungen constanten Geschwindigkeit.

E. H. Weber verglich das Verhalten des Arteriensystems sehr gut mit dem Windkessel einer Feuerspritze, in welchen durch Pumpenstösse Wasser eingepumpt wird, während ein continuirlicher Strahl aus ihm herausspritzt, weil die über der Wasserfläche befindliche Luft einen nahezu constanten Druck annimmt, der bei jedem Pumpenstosse nur um einen kleinen Bruchtheil vermehrt wird. Die Rolle der Luft im Windkessel spielen im Gefässsystem die elastischen Arterienwände. Der grosse Querschnitt des Windkessels ist zu vergleichen mit dem sich vergrössernden Gesammtquerschnitt der Arterien. Die elastische Spannung derselben wird nach den Capillaren immer gleichförmiger und treibt daher das Blut in dieselben unter gleichmässigem Druck ein.

E. H. Weber hat ein Modell des Kreislaufes construirt, welches einige Verhältnisse des Vorganges nachahmt und verdeutlicht. In Fig. 21

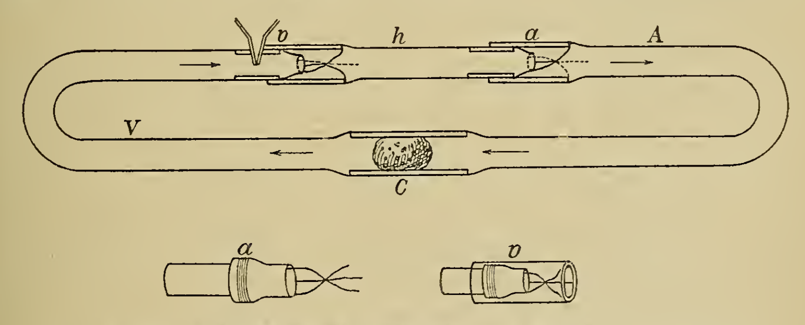


Fig. 21. Modell des Kreislaufes nach E. H. Weber:
a, *v* die Ventile; *h* Herzschlauch; *A* Arterienrohr; *V* Venenrohr; *C* Capillarsystem.

ist *h* der Herzschlauch, welcher an seinen Enden mit einem Ventil *a*, dem arteriellen, und dem venösen Ventil *v* verbunden ist. Beide bestehen aus Glasröhren, in welche nach gleicher Richtung zwei kurze Schlauchstücke eingestülpt sind, welche an einem Rande befestigt und innen durch schlaffe Fäden mit dem anderen Rande verbunden sind (*a* und *v*). Diese Vorrichtungen wirken nach Art der Atrioventricularklappen als Ventile. Sie lassen das Wasser in der Richtung des Pfeiles durchtreten, legen sich aber mit ihren Wandungen an einander, wenn das Wasser zurückströmt, indem sich zugleich die Fäden, vergleichbar den Chord. tendin., anspannen und das Umschlagen der Ventile verhindern. An das Ventil *a* schliesst sich der lange Arterienschlauch *A* an; dieser endet an einem Glascylinder *C*, welcher mit einem dichten Schwamm ausgestopft ist, dessen Poren die Capillaren vorstellen, und von diesem führt der Venenschlauch *V* zum Herzschlauch zurück. Ist

das ganze System mit Wasser mässig gefüllt, so herrscht zunächst überall ein geringer, gleichmässiger Druck ohne Strömung. Comprimirt man nun rhythmisch den Herzschlauch, so treibt man jedesmal Wasser durch das Ventil *a* in den Arterienschlauch, in welchem sich eine Schlauchwelle bis *C* fortpflanzt. Beim Aufheben des Druckes fliesst Wasser aus dem Venenschlauch in den Herzschlauch ein. Nach wenigen Stössen ist *A* prall gefüllt und gespannt, *V* dagegen schlaff, und das Wasser fliesst unter nahezu constantem Drucke durch die Poren des Schwammes hindurch. An einem daselbst angebrachten Manometer kann man diesen Druck erkennen. Das Modell weicht freilich vom Gefässsystem durch den Mangel jeglicher Verzweigung der Gefässe und das Gleichbleiben des Gesammtquerschnittes wesentlich ab. Der Druck bleibt daher in dem Arterienschlauch bis gegen *C* nahezu gleich und fällt hier durch die Poren des Schwammes steil gegen den Venenschlauch ab. Man sieht auch eine starke Reflexion der Welle bei *C* wie an einer festen Wand eintreten. Ferner fehlt dem Herzschlauch eine Vorkammer, und daher entsteht beim Aufheben der Compression eine negative Welle im Venenschlauch. Doch sind die an dem Modell gemachten Beobachtungen in mancher Beziehung sehr lehrreich.

a) Der Blutstrom in den Arterien.

Der Blutdruck. — Aus einer verletzten Arterie spritzt das Blut in einem hohen Strahl heraus, zum Zeichen, dass es unter einem bedeutenden Druck steht. Der erste, welcher diesen Druck gemessen hat, war der englische Geistliche Stephan Hales (1732), welcher auch die ersten Beobachtungen über das Steigen der Säfte in den Rebstöcken im Frühjahr gemacht hat. Er führte ein langes senkrechtes Glasrohr in die Art. cruralis eines Pferdes ein und sah, dass das Blut darin 7—9 Fuss hoch stieg. Poiseuille (1828) verwendete zur Messung des Blutdruckes das Quecksilbermanometer in Gestalt eines U-förmigen Rohres (Fig. 22 *M*), welches etwa zur Hälfte mit Quecksilber gefüllt wird. Setzt man den kürzeren Schenkel mit einer Arterie in Verbindung, indem man eine Lösung von CO_3Na_2 in das Verbindungsrohr einfüllt, um die Blutgerinnung zu verzögern, so sieht man das Quecksilber in dem längeren freien Schenkel in die Höhe steigen. Ludwig (1847) setzte auf das Manometer einen Schwimmer mit Schreibfeder (Fig. 22 *S*) auf, und schrieb die Schwankungen der Quecksilbersäule auf einen rotirenden Cylinder *C* auf. Dieses auf mannigfache Art vervollkommnete Instrument ist das Kymographion.

Da das Hg-Manometer wegen der trägen Masse viele Eigenschwankungen hat und den Schwankungen des Druckes nicht genau genug folgt, so hat Fick statt desselben ein Federmanometer nach Art des Aneroidbarometers angewendet. Dasselbe besteht (Fig. 23) aus einer C-förmigen metallenen Hohlfeder, welche mit Alkohol gefüllt wird und durch einen Hahn und Schlauch mit der Arterie in Verbindung gesetzt wird. Das untere Ende der Feder ist fest, das obere beweglich, und dieses überträgt seine Bewegung auf einen Schreibhebel, welcher dieselbe auf einen rotirenden Cylinder aufschreibt. Während das Hg-Manometer absolute Druckwerthe anzeigt, muss das Federmanometer zu diesem Zwecke empirisch graduirt werden.

Wegen seiner geringen Masse folgt es schnell ohne grosse Nachschwingungen den Aenderungen des Blutdruckes. Statt der Metallfedern sind auch Apparate nach Art des Marey-schen Tambours (Gummimanometer von Hürthle) verwendet worden.

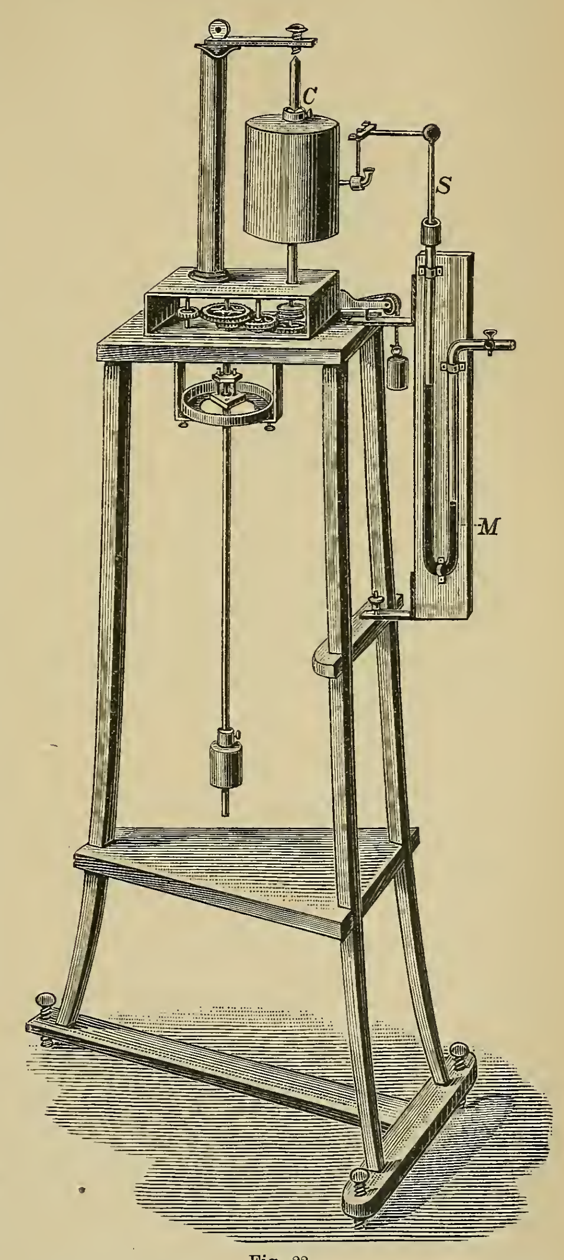


Fig. 22.
Kymographion mit Quecksilbermanometer nach Ludwig.

Der Blutdruck in einem Gefäss ist derjenige Druck, welchen das strömende Blut senkrecht gegen die Wandung des Gefässes ausübt. Um den richtigen Werth dieses Druckes zu bestimmen, muss das mit dem Manometer verbundene Rohr senkrecht auf der Arterie stehen. Man verwendet daher eine sog. **T**-Canüle, welche in das centrale und periphere Ende der Arterie eingesetzt wird, so dass das Blut durch dieselbe hindurchströmt. Den senkrecht abgehenden Schenkel verbindet man mit dem Manometer. Ginge dieser Schenkel schräg ab, nach der Richtung des Blutstromes geneigt, so würde sich zu dem Blutdruck ein Theil der Geschwindigkeitshöhe addiren; wäre er nach der anderen Seite geneigt, so würde diese Grösse sich vom Druck subtrahiren. Da in der **T**-Canüle das Blut leicht gerinnt, so wendet man auch, wenn es nicht auf absolute Messungen ankommt, eine gerade Canüle an, welche in das centrale Ende der Arterie eingeführt wird. Dann misst man aber nicht den Druck in dieser Arterie, sondern in der Ursprungsarterie, wobei wiederum der Winkel zu berücksichtigen ist, unter welchem die Arterie abgeht.

Der Druck in den grösseren Arterien erleidet beständige Schwankungen innerhalb gewisser Grenzen. Dieselben erscheinen am deutlichsten, wenn man sie auf dem Cylinder des Kymographions aufzeichnet. Auf einer Curve des arteriellen Blutdruckes (Fig. 24) sieht man erstens die Pulsschwankungen. Eine jede Systole des Ventrikels hat ein Steigen, jede Diastole ein Sinken des Druckes zur Folge. Diese Pulsschwankungen stimmen also in ihrer Frequenz mit den Herzpulsationen überein, sie entstehen durch die in der Arterie ablaufende Pulswelle. Dieselben würden in ihrer Gestalt auch mit der der Pulswelle übereinstimmen, wenn sie nicht durch die Trägheit und Nachschwankung der Manometer mehr oder weniger verändert würden. Die Gestalt der Pulswelle kann daher nur auf directem Wege genau ermittelt werden (s. unten S. 79). Die Grösse der Pulsschwankungen des Druckes hängt ganz von der Stärke, dem Umfang und der Schnelligkeit der Herzcontraktionen ab. Für gewöhnlich betragen sie etwa $^1/_{17}$ des Gesammtdruckes, können aber auch bis auf $^1/_6$ desselben wachsen.

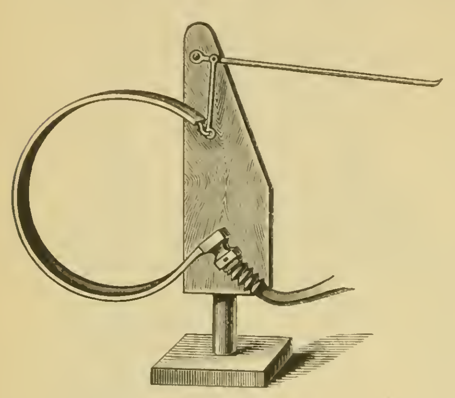


Fig. 23. Federmanometer von Fick.

Ausser den Pulsschwankungen sieht man auf der Blutdruckcurve zweitens Schwankungen von längerer Zeitdauer auftreten, die Respirationsschwankungen des Blutdruckes. Sie erfolgen isochron mit

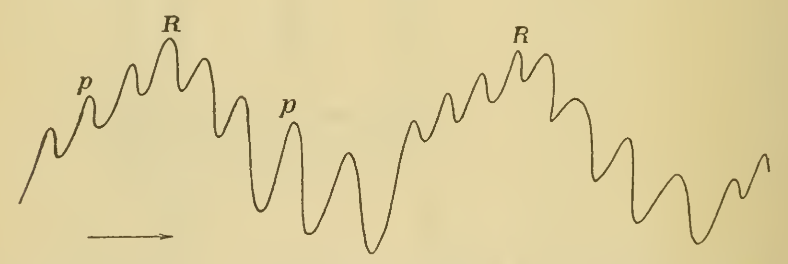


Fig. 24. Blutdruckcurve: *p* Pulsschwankungen, *R* Respirationsschwankungen des Druckes.

den Athembewegungen, werden also durch diese hervorgebracht. Die Pulsschwankungen sitzen daher den Athemschwankungen auf, wie Fig. 24 u. 25 zeigt. Ludwig hat zuerst eine Erklärung dieser Erscheinung gegeben. Er wies nach, dass das Minimum des Blutdruckes mit der Inspiration, das Maximum mit der Exspiration zusammenfällt. Bei der Inspiration dehnt sich der Thorax aus, und erzeugt in seiner Höhle einen stärkeren negativen Druck. Hierdurch wird nicht allein Luft in die Lungenhöhle eingesogen, sondern es findet auch eine Ansaugung von Blut in den Thoraxraum statt (Aspiration des Thorax, s. S. 86). In Folge dessen muss der Druck in den Gefässen ausserhalb des Thorax sinken. Bei der Exspiration hingegen verringert sich der negative Druck im Thorax und wird bei kräftigen Exspirationen sogar positiv. Die

Blutbewegung in den Arterien wird dadurch beschleunigt und der Druck in ihnen erhöht. Beim Schreien der Thiere geht daher jedesmal der Blutdruck stark in die Höhe. Dass die Respirationsschwankungen des Blutdrucks einzig und allein von den Aenderungen des Druckes im Thorax herrühren, geht daraus hervor, dass sie nach der Eröffnung desselben gänzlich verschwinden. Ludwig und Einbrodt haben dieselben genauer untersucht, indem sie mit ihnen zugleich die Respirationsbewegungen auf dem Cylinder des Kymographions aufzeichneten. Dabei beobachtet man, dass die Drucksenkung mit der Inspiration und die Drucksteigerung mit der Exspiration nicht vollständig zusammenfällt, sondern dass es sich so verhält, wie es Fig. 25 zeigt. Bei langsamen Athembewegungen bemerkt man, dass in den Beginn der Inspiration der letzte Theil der Drucksenkung und das Minimum derselben fällt, dass aber im weiteren Verlauf der Inspiration schon wieder ein Ansteigen des Druckes eintritt, der auf der Höhe der Inspiration eine kurze Zeit constant bleibt. Alsdann tritt beim Einsetzen der Exspiration

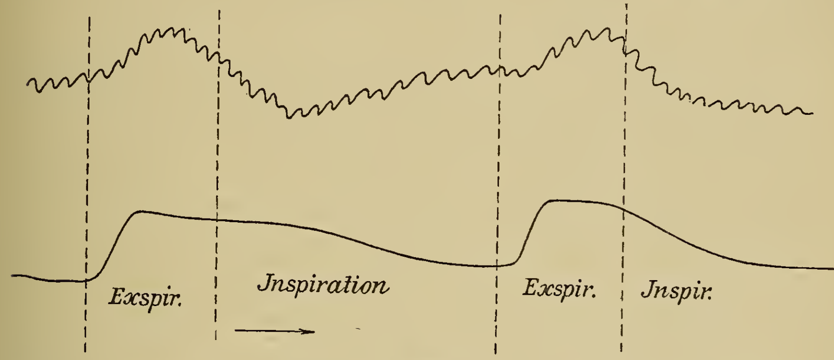


Fig. 25.
Respirationsschwankungen des Blutdrucks (bei langsamer Athmung nach Vagusdurchschneidung).

eine schnelle Steigerung des Druckes ein, der bald sein Maximum erreicht, aber im weiteren Verlaufe der Exspiration wieder zu sinken beginnt.

Ludwig und Einbrodt erklärten diesen Vorgang folgendermaassen. Die Inspiration vermindert, wie oben ausgeführt, unmittelbar durch die Aspiration des Thorax den arteriellen Druck, aber sie befördert zugleich den Zustrom des Blutes durch die Venen zum rechten Herzen. Ist nun nach wenigen Secunden mehr Blut durch die Lungen zum linken Herzen geflossen, so wird der Blutdruck durch stärkere Füllung der Arterien steigen. Die Exspiration vermindert hingegen den Blutzufluss durch die Venen zum rechten Herzen. Wenn diese daher den Druck rein mechanisch zum Maximum gesteigert hat, so muss er nun im weiteren Verlaufe derselben durch geringere Speisung der Arterien vom Herzen aus sinken. Es ist ferner behauptet worden, dass bei der Inspiration durch die Dehnung der Lungengefässe, namentlich der Capillaren, der Widerstand in denselben sich vermindere und demnach mehr Blut zum linken Herzen ströme (Quincke und Pfeifer). Auch dieser Umstand könnte eine Steigerung des arteriellen Blutes im Verlaufe der Inspiration zur Folge haben.

Sind die Respirationsbewegungen frequent, so können die mechanischen Wirkungen des Thoraxdruckes sowohl wie die Folgeerscheinungen im Blutstrom der Venen nicht klar zur Erscheinung kommen, da die Verzögerung der Blutbewegung durch die Reibung mannigfache Interferenzen der Druckschwankungen zur Folge haben wird.

Wenn man bei durch Curare gelähmten Thieren künstliche Athmung einführt, so sieht man, dass jede Einblasung, welche den Druck im geschlossenen Thorax steigert, eine arterielle Druckerhöhung verursacht. Ist der Thorax dagegen eröffnet, so haben die Einblasungen nur geringen Einfluss auf den Blutdruck.

Wenn man einen mittleren Werth für die Höhe des Blutdruckes in einer Arterie finden will, so muss man die Maxima und Minima der Schwankungen feststellen und daraus ein Mittel berechnen. Noch richtiger ist es, wie es A. W. Volkmann gethan hat, die Blutdruckcurve auszumessen und den zwischen ihren Maximis und Minimis liegenden Flächenraum durch eine horizontale Linie zu halbiren. Den besten Werth für den mittleren Druck erhält man wohl, wenn man ein enges Rohr als Widerstand vor dem Manometer einschaltet, so dass die Schwankungen sehr klein ausfallen.

Nach Versuchen von Volkmann ist der mittlere Blutdruck in gleichnamigen Arterien grosser Säugethiere nicht sehr verschieden. Er giebt für die Carotis des Pferdes 122—214, des Hundes 104—172, der Ziege 118—135 mm Hg an. Bei kleineren Thieren ist der Druck merklich geringer, bei Kaninchen etwa 90 mm Hg. Bei kaltblütigen Thieren, Amphibien, Fischen, ist er bedeutend kleiner, in der Aorta des Frosches 22—29, in der Kiemenarterie des Hechtes 35—84 mm Hg.

In der Aorta ist der Druck nur um weniges höher als in der Carotis. Misst man gleichzeitig den Druck in einer grossen und einer kleinen möglichst weit vom Herzen entfernten Arterie, so findet man auch verhältnissmässig geringe Unterschiede vor. Volkmann fand gleichzeitig in der Carotis und der Art. metatars. pedis des Schafes Werthe von 165,5 und 146 mm Hg vor. Dieses Ergebniss entspricht vollkommen den Erwartungen, welche man sich nach der Theorie machen muss. Der Druck nimmt in dem Anfangstheil des Gefässsystems mit der Entfernung vom Herzen desshalb nur wenig ab, weil die Widerstände nur in geringem Maasse wachsen. Oft findet man zwischen Carotis und Cruralis nur einen unmerklichen Unterschied vor. Dies folgt aus dem geringen Widerstande in der weiten Aorta. Diese bildet gewissermaassen einen Hauptstrang, vergleichbar dem langen Hauptrohr einer Wasserleitung, welche das Wasser unter fast gleichem Drucke in viele kleinere Röhren abgiebt.

In den kleinsten Arterien kann der Druck nicht unmittelbar gemessen werden. In diesen hören die Druckschwankungen allmählig auf, indem der Strom ein stationärer wird. Erst an diesen Orten ist eine schnellere Abnahme des Druckes entsprechend der Widerstandszunahme zu erwarten. Aenderungen der absoluten Druckwerthe in dem gesammten Arteriensystem müssen hervorgerufen werden, erstens durch Vermehrung oder Verminderung der Herzkraft bei gleichbleibendem Zustand der Gefässe. Ferner muss eine jede Verengerung der Gefässbahn in grösserer Ausdehnung, sei es durch Compression der Gefässe oder durch Zusammenziehung derselben eine Steigerung des arteriellen

Druckes bewirken, wenn die treibende Kraft des Herzens dieselbe bleibt. Umgekehrt wird eine allgemeine Erweiterung und Erschlaffung der Gefässe eine Senkung des arteriellen Druckes zur Folge haben. Unter allen diesen Umständen ist der Druck im Anfang des Arteriensystems proportional dem Gesammtwiderstande, welchen das Blut in der ganzen Kreisbahn zu überwinden hat.

Die Aufzeichnung der arteriellen Blutdruckcurve mit Hilfe des Kymographions ist demnach ein sehr wichtiges Mittel der physiologischen Untersuchung geworden, mit welchem man die Vorgänge im Kreislauf, zugleich die am Herzen und den Gefässen stattfindenden, verfolgen kann.

Auch im Lungenkreislaufe hat man den arteriellen Druck gemessen (Beutner). In der Pulmonalis beträgt der Druck etwa nur $^1/_3$ des Aortendruckes. Daraus kann man schliessen, dass die Widerstände im Lungenkreislaufe etwa nur $^1/_3$ derer im Körperkreislaufe betragen und dies ist nicht etwa aus der geringeren Länge der Arterienbahnen zu erklären, sondern aus der ungemein reichlichen Entwicklung der Capillargefässe und deren weitem Gesammtstrombett. Im Zusammenhang hiermit steht offenbar, dass der rechte Ventrikel schwächere Wandungen besitzt als der linke, da sich die Entwicklung der Muskeln der Grösse ihrer Leistungen anpasst.

Geschwindigkeit des Blutstroms. — Die Geschwindigkeit des Blutstroms ist von A. W. Volkmann zuerst gemessen worden. Er construirte zu diesem Zwecke das Hämodromometer. Dasselbe besteht (Fig. 26) aus einem U-förmigen, mit einer Scala versehenen Rohr, dessen beide Enden mit einem T-Hahn versehen sind. Das Rohr wird mit Wasser oder verdünnter Salzlösung gefüllt. Die Canülen der Hähne werden mit dem centralen und peripheren Ende der Arterie verbunden. Zuerst befinden sich die beiden Hähne in der Stellung *1*, so dass das Blut direct durch sie hindurchströmen kann. In einem bestimmten Moment bringt man sie in die Stellung *2*, so dass das Blut nun durch das U-Rohr hindurchströmen muss, und misst nach dem Schlage eines Pendels die Zeit, in welcher die Verdrängung des Wassers stattfindet.

Da die Messung mit dem Hämodromometer nur einmal vorgenommen werden kann, so hat Vierordt ein Instrument construirt, mit welchem man die Beobachtung auf längere Zeit ausdehnen kann. Das Vierordt'sche Hämotachometer (Fig. 27) besteht aus einem schmalen parallelepipedischen Kästchen mit Glaswänden. Auf der einen Seite führt ein Rohr (*a*) in dasselbe aus dem centralen Theil der Arterie den Blutstrom ein, auf der anderen Seite führt ein zweites Rohr (*b*) den Strom in das periphere Arterienende ab. Ein kleines, leicht bewegliches Pendelchen hängt von der Decke herab, so dass es durch den eintretenden Strom aus seiner Ruhelage abgelenkt wird. An einem an der Wand befestigten Kreisbogen kann man die Grösse der Excursionen des Pendelchens ablesen. Da das Instrument keine unmittelbaren Geschwindigkeitswerthe angiebt, so muss es empirisch graduirt werden.

Die Einschaltung der beiden Instrumente in eine Arterie kann keinen grossen Einfluss auf die Stromgeschwindigkeit haben, da der Widerstand in ihnen gegen den in den kleinsten Arterien und Capillaren nicht wesentlich in Betracht kommt. Kennt man den Querschnitt der Arterie, so kann man aus den an den Instrumenten beobachteten Werthen die Stromgeschwindigkeit in der Arterie berechnen.

Volkmann fand mit seinem Instrumente folgende Werthe:

		Geschwindigkeit
Hund	Carotis	205—357 mm
Ziege	„	240—358 „
Pferd	„	254 „
Pferd	Art. metatars. pedis	56 „

Man sieht aus dieser Tabelle, dass die mittleren Geschwindigkeiten des Blutstromes in gleichen Arterien grösserer Säugethiere nicht erheblich von einander abweichen. Man erkennt ferner aus dem Vergleiche der Werthe für die Carotis und Art. metatarsi pedis des Pferdes, dass die Geschwindigkeit mit der Verzweigung der Arterien beträchtlich abnimmt, namentlich im Vergleich zu der geringen Abnahme des Blutdrucks. Die Geschwindigkeit hat in der gemessenen Entfernung zwischen beiden Arterien etwa um das 5fache abgenommen. Daraus können wir nach obigen Auseinandersetzungen schliessen, dass der Gesammtquerschnitt des Arteriensystems sich auf diesem Wege etwa um das 5fache erweitert hat.

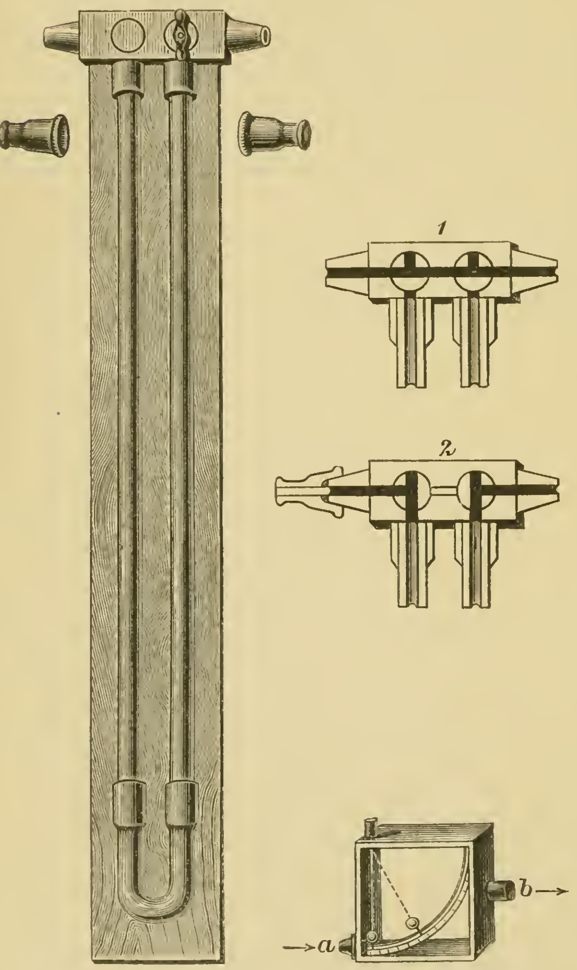


Fig. 26. Hämodromometer, von A. W. Volkmann.

Fig. 27. Hämotachometer von Vierordt.

Volkmann berechnete aus seinen Beobachtungen auch die mittlere Geschwindigkeit in der Aorta. Er maass die Geschwindigkeit in der Carot. dextr. (*c*) (Fig. 28), setzte die in der Subclavia (*s*) derselben gleich und berechnete daraus die Geschwindigkeit in der Anonyma (*a*), setzte diese wiederum gleich der im Arc. aort. (*r*)

und berechnete so die Geschwindigkeit in der Aorta (A). Obgleich die gemachten Voraussetzungen nicht ganz zutreffen, so geben doch die gewonnenen Zahlen ungefähre Werthe, für die in der Zeiteinheit aus dem Herzen in die Aorta einfliessenden Blutmengen. Er erhielt folgende Werthe:

	Körpergewicht K	Pulse in 1 Min.	Geschwindigkeit		Systol. Blutmenge S	$\frac{S}{K}$
			Carotis	Aorta		
Hund	18,74 kg	100	273 mm	305 mm	38,64 g	$\frac{1}{485}$
Hund	4,95 „	100	329 „	368 „	12,5 „	$\frac{1}{396}$
Pferd	300 „	56	431 „	496 „	741,9 „	$\frac{1}{404}$

Hiernach beträgt bei grösseren Säugethieren die bei einer jeden Systole entleerte Blutmenge $\frac{1}{400}$ bis $\frac{1}{500}$ des Körpergewichtes. Nimmt man diesen Werth auch für den Menschen als gültig an, so erhält man für den Erwachsenen das Resultat, dass bei jeder Systole etwa 188 g Blut in die Aorta entleert werden. Dieses nahezu constante Verhältniss der systolischen Blutmenge zum Körpergewicht hat vielleicht den Sinn, dass zur Ernährung der Einheit des Körpergewichts nahezu gleiche Blutmengen erforderlich sind.

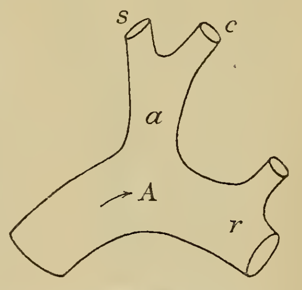


Fig. 28.
Zur Berechnung der Blutgeschwindigkeit in der Aorta.

Vierordt ist zu ähnlichen Resultaten gekommen. Er maass in der Carotis des Hundes im Mittel die Geschwindigkeit zu 261 mm. Das Pendelchen des Hämotachometers macht beständige Excursionen, synchron mit der Pulswelle. Die Geschwindigkeit in der Diastole verhält sich zu der in der Systole etwa wie 100 : 124. Es findet also durch die Pulswelle in der Carotis eine Beschleunigung des Stromes um $^1/_4$ der Geschwindigkeit statt. In der Aorta ist selbstverständlich während der Diastole die Geschwindigkeit Null und wächst in der Systole schnell zu einem Maximum. Vierordt berechnet, dass durch die Carotis des Menschen in der Secunde im Mittel 16,4 ccm strömen, und dass demnach, aus den Querschnitten der Arterien berechnet, im Mittel durch die Aorta in der Secunde 207 ccm Blut hindurchtreten, mithin bei jeder Systole etwa $\frac{207 \cdot 60}{72} = 172$ ccm Blut entleert werden.

Eine sinnreiche Modification des Hämodromometers ist die Ludwigsche Stromuhr (Fig. 29). Die beiden birnförmigen Gefässe derselben sind oben durch ein U-Rohr verbunden. Ihre unteren Enden gehen durch die Metallplatte *1*, welche um eine Axe a drehbar ist. Die darunter

liegende feste Metallplatte 2 enthält die beiden nach Aussen abgehenden Fortsetzungen der Röhren. Das eine Gefäss wird vor dem Versuch mit Oel gefüllt, das andere mit Blut. Das Ende *c* ist mit dem centralen, das Ende *p* mit dem peripheren Stück der Arterie verbunden. Das eintretende Blut drängt das Oel aus dem ersten Gefäss in das zweite, aus welchem das Blut in die Arterie strömt. Ist dies geschehen, so dreht man die Gefässe um die Axe *a* um 180° und kann den Versuch somit längere Zeit fortsetzen. Leider macht in allen diesen Untersuchungen die Blutgerinnung dem Versuch sehr bald ein Ende, so dass auch die Stromuhr eine ausgedehnte Anwendung nicht gefunden hat. In neuerer Zeit hat man, um die Blutgerinnung zu verhüten, in solchen Versuchen den Thieren Peptonlösungen injicirt; doch ist es sehr fraglich, ob unter diesen Bedingungen die Circulation eine normale bleibt.

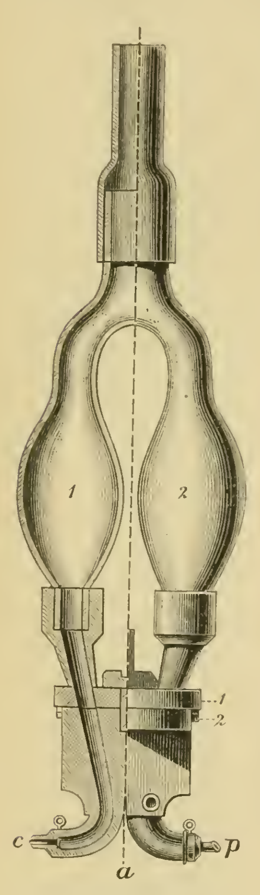


Fig. 29.
Stromuhr von Ludwig.

Endlich hat Chauveau das Vierordtsche Hämotachometer modificirt. In einem weiten Rohr befindet sich eine mit einem Kautschukplättchen zugedeckte Oeffnung. Durch dieses geht eine Nadel hindurch, welche durch den Blutstrom abgelenkt wird. Der äussere Theil der Nadel spielt als Zeiger vor einer Scala oder schreibt Curven auf eine Trommel (Hämodromograph). Dieses Instrument kann nur bei grossen Thieren verwendet werden.

Die Pulswelle. — Der Puls der Arterien ist, wie schon oben auseinandergesetzt, als eine Wellenbewegung anzusehen. Mit Hilfe des Tastgefühls unterscheidet man am Pulse ein Stadium der Ausdehnung und der Zusammenziehung der Arterie. Das erstere geht schneller, das letztere langsamer vor sich. Auch findet beim Pulse eine geringe Ausdehnung der Arterie in der Längsrichtung statt (Donders), woraus sich die stärkere Krümmung geschlängelter Arterien beim Pulsiren erklärt.

Poiseuille hat die Volumsänderungen der Arterie beim Pulsiren durch seinen Pulsmesser nachgewiesen. Er legte die unverletzte Arterie eines lebenden Thieres in ein flaches Kästchen, welches aus einem unteren und oberen abnehmbaren Theil bestand. Zwischen beiden ging die Arterie, in Ausschnitten der Wandungen liegend, mit Fett gut gedichtet, hindurch. Der obere Theil besass ein kleines Steigrohr. Das Kästchen wurde bis zum Rohr mit Wasser gefüllt. In letzterem sah man mit jedem Pulse ein Steigen und Sinken der Wasserhöhe eintreten.

Vierordt construirte zuerst zur Aufzeichnung der Pulswelle einen Sphygmographen, der später von Marey in verbesserter Form hergestellt worden ist. Der Marey'sche Sphygmograph besteht aus folgenden Theilen (Fig. 30). *F* ist eine stark gekrümmte Feder, welche an einem Ende fest, am freien Ende mit einer Platte versehen ist.

Diese wird über der pulsirenden Arterie auf die Haut aufgesetzt. Die Bewegung der Feder wird durch den Stift *s* auf den beweglichen Arm *a* übertragen, durch welchen der Stift in einem Gewinde hindurchgeht. Ein senkrecht, dann wagrecht abgehender Fortsatz dieses Armes stösst gegen den Schreibhebel *h* in der Nähe seines Drehpunktes, wodurch die Bewegung stark vergrössert wird. Eine kleine Feder *f* verhindert die Schleuderung des Schreibhebels. Die einzelnen Theile des Apparats

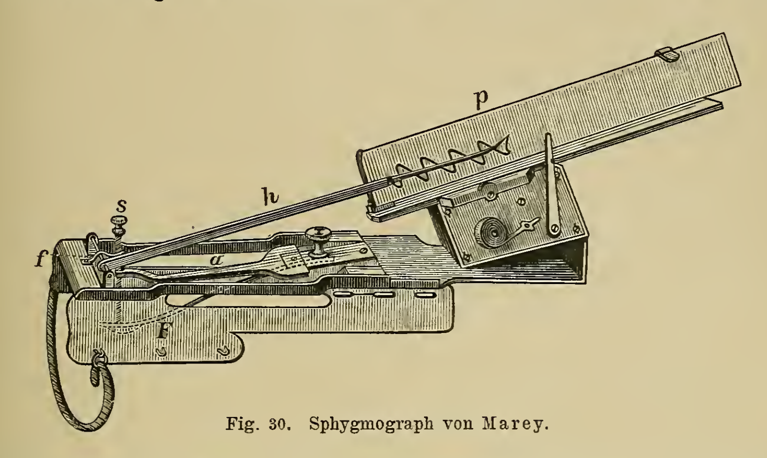


Fig. 30. Sphygmograph von Marey.

sind durch einen Metallrahmen mit einander verbunden, der zugleich zur Befestigung des Ganzen auf dem Arme dient. Das Ende des Rahmens trägt ein Kästchen, in dem sich ein Uhrwerk befindet. Dieses treibt durch ein Zahnrad eine in einer Schiene gehende Zahnstange, welche die Schreibplatte *p* vorwärts bewegt. Der Schreibstift zeichnet daher Pulscurven auf der Platte auf.

An der Pulscurve (Fig. 31) erkennt man den steilen aufsteigenden Theil *a b* und den langsamer abfallenden Theil *b c*. Auf dem letzteren

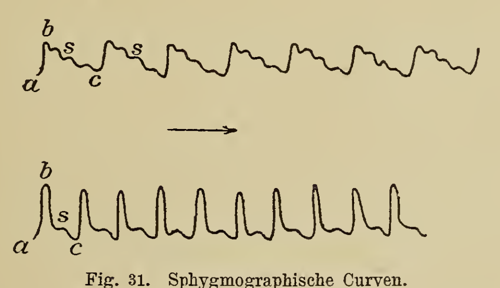


Fig. 31. Sphygmographische Curven.

erblickt man eine oder mehrere kleinere Schwankungen *s s*. Diese auch schon durch das Gefühl oft merkbare Erscheinung hat man den Dicrotismus, resp. Tri-, Polycrotismus des Pulses genannt. Man unterscheidet daher an der Pulscurve die primäre Welle und die secundären Wellen, welche meistens auf dem absteigenden Theile der primären, selten auf dem aufsteigenden, liegen.

Ueber die Ursache der secundären Wellen gehen die Ansichten noch vielfach aus einander. Im Allgemeinen nimmt man an, dass sie

durch Reflexionen der primären Welle in dem Arteriensystem entstehen. Eine solche Reflexion kann erstens durch den Schluss der Semilunarklappen eintreten, indem das gegen die Klappen gedrängte Blut von ihnen zurückgeworfen wird. Diese Ansicht wird namentlich von Landois vertreten. Die durch den Klappenschluss erzeugte Welle wird von ihm die „Rückstosselevation" genannt. Er hat beobachtet, dass an entfernteren Arterien, die secundäre Welle vom Gipfel der primären weiter entfernt liegt als an den dem Herzen nahen Arterien. Dies würde daraus zu erklären sein, dass sich schwächere Wellen langsamer fortpflanzen, als stärkere; die secundäre bleibt daher auf ihrem Wege hinter der primären zurück. Mit dieser Ansicht stimmt auch überein, dass die secundäre Welle der Herzstosscurve der Zeit nach mit dem zweiten Herzton zusammenfällt (Hürthle). In der Carotis wird die erste secundäre Welle auch noch nahezu mit dem zweiten Herzton zusammenfallen, in den entfernteren Arterien wird sie später auftreten.

Eine andere Ansicht, welche namentlich von Marey und Fick vertreten wird, ist die, dass die secundären Wellen durch Reflexion an den Theilungen und Enden der Arterien und an den Capillaren entstehen, und dass sie vom Herzen aus nochmals zurückgeworfen werden. Gegen diese Ansicht lässt sich geltend machen, dass die Enden der Arterien und Capillaren sich nicht wie eine feste Wand verhalten können, dass vielmehr die Kraft der Welle in ihnen zum grössten Theil durch Reibung vernichtet werden muss. Bei Einpumpen von Blut in die Aorta eines eben getödteten Thieres durch einen langen Kautschukschlauch habe ich eine reflectirte Welle nicht beobachten können, während sie nach Zuklemmung der Aorta deutlich zu sehen war. Nichtsdestoweniger kann unter Umständen in dem Arteriensystem Gelegenheit zur Reflexion gegeben werden, z. B. wenn ein grösseres Gefässgebiet comprimirt wird.

Im Uebrigen haben die verschiedenen Sphygmographen durch Eigenschwingungen und Schleuderungen ihrer Hebel zu mannigfachen Täuschungen geführt. Landois hat desshalb eine sog. hämautographische Curve gezeichnet, indem er aus einer Arterie den Blutstrahl schräg gegen ein vorbeibewegtes Papier spritzen liess und auf diesem die secundäre Welle beobachtete.

Am sichersten erscheint mir die photographische Aufzeichnung der Pulscurven. Man klebt ein kleines Spiegelchen auf die Haut oberhalb der Arterie, so dass es als Hebel mit dem Pulse mitbewegt wird, und lässt einen schräg auffallenden Lichtstrahl auf einem mit photographischem Papier überzogenen rotirenden Cylinder schreiben. Ich habe auf diese Weise von der Carotis und Radialis des Menschen die nebenstehenden Curven erhalten (Fig. 32). An der Carotiscurve scheint mir der scharfe Knick (*d*) der Moment des Klappenschlusses zu sein, auf welchen die erste kräftige secundäre Welle *e* folgt. An der Radialiscurve erscheinen die secundären Wellen abgerundeter und regelmässiger. Weitere Versuche dieser Art werden vielleicht Aufschluss über die etwas complicirten Wellenbewegungen des Pulses geben.

Selten treten auf dem aufsteigenden Theil der Pulswelle secundäre Wellen auf (Anacrotismus im Gegensatz zum Katacrotismus, Landois). Dies scheint mir dann möglich zu sein, wenn die Systole so lange dauert, dass inzwischen die Arterienwände vermöge ihrer Eigen-

schwingung sich schon wieder zusammenzuziehen beginnen, bevor noch die ganze Blutmenge in die Aorta eingepresst ist.

Wenn die Systole des Ventrikels nicht continuirlich erfolgt, sondern in Absätzen, so wird die Welle dementsprechend zwei oder mehrere Gipfel zeigen. Diese Form, welche nur pathologisch ist, nannte Traube den Pulsus bigeminus.

Pulsformen. — Der Puls der Arterien dient als wichtiges diagnostisches Mittel zur Beurtheilung des Zustandes, in welchem sich Herz und Gefässsystem unter gesunden und krankhaften Verhältnissen befinden.

Man erkennt am Pulse erstens die Frequenz der Herzschläge und unterscheidet in dieser Beziehung den schnellen oder häufigen (Pulsus frequens) und den langsamen oder seltenen Puls (P. rarus).

Zweitens erkennt man am Pulse die Stärke und den Umfang der Herzcontraktionen. Wenn das Herz mit grosser Kraft eine grosse Blutmasse in die Arterien wirft, so wächst damit auch Kraft und Höhe der Pulswelle. Es entsteht ein voller, starker Puls (Pulsus plenus,

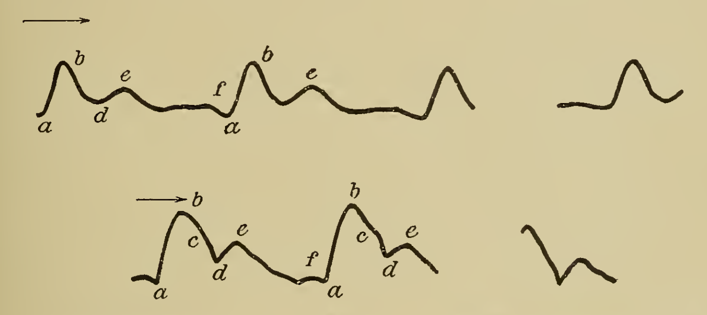


Fig. 32. Photographische Pulscurven, die obere von der Radialis, die untere von der Carotis. (Die Unterbrechungen geben die Zeit an.)

magnus, fortis). Wenn dagegen unter geringer Kraft nur eine kleine Blutmenge aus dem Herzen entleert wird, so haben wir einen kleinen, schwachen, leeren Puls (P. debilis, parvus).

Man kann drittens auch die Dauer der Pulswelle erkennen. Diese hängt im Wesentlichen von der Dauer der Systole des Ventrikels ab; denn so lange Blut aus dem Herzen in die Aorta eingetrieben wird, muss die Ausdehnung derselben wachsen. Geht daher die Herzcontraktion sehr schnell vor sich, so wird der aufsteigende Theil der Pulswelle sehr steil ansteigen, und zwar zu einer beträchtlichen Höhe, wenn viel Blut von dem Herzen entleert wird. Dies ist unter pathologischen Verhältnissen in ausgesprochenem Maasse der Fall, wenn der linke Ventrikel hypertrophirt ist und die Aortenklappen insufficient sind. Dann entleert der Ventrikel schnell eine grosse Blutmasse, von welcher ein Theil bei der Diastole wieder in den Ventrikel zurückstürzt. Es entsteht dadurch ein schnellender Puls (P. celer). Die sphygmographische Curve zeigt in diesem Falle eine steile, spitze Welle von geringer Dauer.

Im Gegensatze hierzu wird die Dauer der Pulswelle verlängert, wenn der Ventrikel sich langsamer als gewöhnlich zusammenzieht. Hierdurch nimmt auch zugleich die Höhe der Pulswelle ab und es ent-

steht ein träger, schleichender Puls (P. tardus). Dieser Fall kann eintreten, wenn eine Stenose der Aorta vorhanden ist, so dass sich der Ventrikel unter erhöhtem Widerstande zusammenzieht. Ist die Herzcontraktion aus irgend welchen Gründen geschwächt und träge, so entsteht ein wurmförmiger Puls (P. vermicularis).

Man hat schliesslich noch einen gespannten, harten von einem weichen Pulse unterschieden (P. durus und mollis). Diese Eigenschaft des Pulses gehört nicht der Pulswelle an, sondern hängt vom herrschenden Blutdruck ab. Wenn man die Arterie so weit comprimirt, bis die Welle nicht mehr hindurchgeht, so gewinnt man durch den ausgeübten Fingerdruck ein Maass für die Stärke des Blutdruckes. Unter normalen Bedingungen ist der hierzu nöthige Druck ein mässiger, wenn aber der Ventrikel stark arbeitet oder sich im Zustande der Hypertrophie befindet, und namentlich wenn sich abnorme Widerstände im Gefässsystem einstellen (z. B. bei Nierenschrumpfung), so steigt der arterielle Druck beträchtlich. v. Basch hat für praktische Zwecke ein Instrument, das Sphygmomanometer, angegeben, mit dem man annähernd den arteriellen Druck in der A. radialis des Menschen bestimmen kann. Es besteht im Wesentlichen aus einem kleinen Metallcylinder, welcher unten mit einer Kautschukmembran verschlossen und durch ein Rohr mit einem kleinen Aneroidbarometer verbunden ist. Der Inhalt des Ganzen ist mit Wasser gefüllt. Der Zeiger des Barometers zeigt den darin herrschenden Druck an. Setzt man nun den Cylinder mit der etwas ausgebuchteten Membran auf den Arm oberhalb der Radialis auf und drückt ihn so stark an, bis die Pulswelle darin verschwindet, so zeigt das Manometer annähernd den Druck in der Arterie an. Ist die Compression der Arterie noch keine vollständige, so macht der Zeiger deutliche Pulsschwankungen. Man findet in der Norm Werthe von 150—180 mm Hg vor: in krankhaften Zuständen können sie über 200—250 steigen.

Dass die Athembewegungen auch einen Einfluss auf den Ablauf der Pulswellen ausüben, ist bereits von Vierordt gesehen worden. An der Pulscurve beobachtet man in der Inspiration ein Sinken der Abscisse, in der Exspiration ein Steigen derselben. Während der Inspiration erscheint jede Welle etwas höher als während der Exspiration. Diese Aenderungen haben dieselben Ursachen wie die Schwankungen des arteriellen Blutdrucks in Folge der Athembewegungen und sind daher auf den Einfluss der Thoraxaspiration auf den Blutstrom zurückzuführen.

Fortpflanzung der Pulswelle. — Indem die Pulswelle sich über das Arteriensystem fortpflanzt, nimmt sie beständig an Höhe ab. Dies geschieht erstens durch die Vergrösserung des Gesammtquerschnittes. Wenn sich die Höhe der Welle in der Aorta über eine grosse Zahl kleinerer Arterien von bedeutend grösserem Gesammtquerschnitte vertheilt, so wird die Höhe der Welle dadurch in entsprechendem Maasse in jeder kleinen Arterie vermindert werden. Zweitens wird die Wellenbewegung in den kleinsten Arterien durch Reibung der Flüssigkeitstheilchen gegen einander gänzlich aufgehoben. In den Capillaren ist daher für gewöhnlich von einem Pulse nichts zu merken, noch weniger in den Venen. In den kleinsten Arterien strömt somit das Blut unter nahezu constantem Druck und constanter Geschwindigkeit. Ein aus einer kleinen

Arterie herausspritzender Strahl zeigt nur geringe Schwankungen seiner Höhe.

Die Geschwindigkeit, mit welcher sich die Pulswelle über die Arterienbahn fortpflanzt, ist von E. H. Weber gemessen worden. Er bestimmte mit einer Tertienuhr den Zeitunterschied zwischem dem Pulse in der A. maxillaris externa und A. dorsalis pedis. Er fand hierfür eine Zeit von $^1/_6$—$^1/_7$ Secunde, und da die Differenz der Entfernungen beider Arterien vom Herzen etwa 1620 mm beträgt, so erhielt er für die Geschwindigkeit der Pulswelle 9,240 m in der Secunde. Diese Geschwindigkeit stimmt mit derjenigen, welche Weber in den elastischen Schläuchen gefunden hatte, nahezu überein. Auch sind später mit Hilfe zweier Sphygmographen (Landois) ähnliche Werthe gefunden worden. Diese Geschwindigkeit ist sehr gross gegenüber der Stromgeschwindigkeit des Blutes und von dieser überhaupt streng zu unterscheiden. Die Verzweigung der Arterien hat keinen grossen Einfluss auf die Geschwindigkeit der Welle, doch scheint eine geringe Verlangsamung mit der Fortpflanzung einzutreten, da sich schwächere Wellen langsamer als stärkere bewegen.

Die Länge der Pulswelle lässt sich aus ihrer Dauer und ihrer Geschwindigkeit berechnen. Bei der Untersuchung durch den tastenden Finger unterliegen wir der Täuschung, als ob sich unter demselben eine Welle von nur geringer Länge fortbewege. Dies ist aber nachweislich nicht der Fall. Die Dauer der Pulswelle an jedem Punkte der Arterie muss mindestens so lang sein wie die Dauer der Systole, und ist meistens etwas länger. Dies geht auch aus der Messung der Pulscurven hervor, denn der zweite Herzton fällt mit der dicrotischen Welle nahezu zusammen. Nehmen wir für die Dauer der Systole und für die Dauer der Pulswelle im Mittel demnach $^1/_3$ Secunde an, so hat sich dieselbe in dieser Zeit um ihre eigene Länge fortgepflanzt. Diese Länge beträgt daher $\frac{9,24}{3}$ m, etwa 3,6 m. Denkt man sich, dass die Welle an der Aorta im Momente Null beginnt, so verlässt nach $^1/_3$ Secunde das Ende derselben die Aorta, und ihr Anfang hat nicht nur die ganze Arterienbahn durchlaufen, sondern ist in diesem Momente schon in den kleinen Gefässen vernichtet. Die Arterienbahn ist zu klein, um eine ganze Wellenlänge zu fassen. Damit stimmen auch die Beobachtungen an elastischen Schläuchen überein, wenn sie mit Wasser gut gefüllt sind. Sind sie aber nicht gespannt, so entstehen in weiten Schläuchen kurze Oberflächenwellen, welche von den Schlauchwellen wohl zu unterscheiden sind.

b) Der Blutstrom in den Capillaren.

Die Capillaren der Blutgefässe haben einen Durchmesser von 0,006—0,025 mm und eine Länge von etwa 0,5 mm. Sie bilden ein mehr oder weniger reich entwickeltes Netzwerk, so dass das Gefässsystem in ihnen den grössten Gesammtquerschnitt erreicht. Die Wandungen der Capillaren bestehen aus einer Zellenlage platter Zellen, welche an ihren Rändern durch Kittsubstanz verbunden sind.

Geschwindigkeit. — Der Blutstrom in den Capillaren lässt sich an mehrfachen Objecten unter dem Mikroskop beobachten. Man sieht ihn in der Schwimmhaut des Frosches, im Schwanz der Batrachierlarven, in

der Froschlunge, im Mesenterium verschiedener Thiere. Entoptisch ist der Blutkreislauf im Auge wahrnehmbar (s. 12. Cap. B. 1. c). E. H. Weber hat im Schwanz der Batrachierlarven die Geschwindigkeit gemessen, mit welcher die rothen Blutkörperchen sich bewegen. Er fand dieselbe zu 0,573 mm in der Secunde; Valentin fand in der Schwimmhaut des Frosches 0,51 mm, Volkmann im Mesenterium des Hundes einen grösseren Werth von 0,8 mm in 1 Secunde. Nimmt man diese Geschwindigkeit für die mittlere des Blutstroms in den Capillaren an, so hat sich die Stromgeschwindigkeit von der Aorta bis zu den Capillaren von etwa 400 bis 0,8 vermindert; folglich hat sich der Gesammtquerschnitt bis zu den Capillaren im Verhältniss von 0,8 : 400 = 1 : 500 vermehrt. Der Gesammtquerschnitt aller Capillaren ist also etwa 500mal grösser als der der Aorta.

In den kleinsten Arterien und den weiteren Capillaren sieht man die rothen Blutkörperchen in der Axe des Gefässes schwimmen, während in der helleren Wandschicht sich die farblosen Blutkörperchen viel langsamer bewegen. Hie und da bleiben auch die letzteren an der Wandung eine kurze Zeit haften, um durch einen Anstoss unter rollenden Bewegungen weiter zu schwimmen. Diese Erscheinung erklärt sich wohl am besten daraus, dass die rothen Blutkörperchen ein grösseres specifisches Gewicht haben als die Flüssigkeit, die farblosen ein gleiches oder geringeres. Man hat wahrgenommen, dass kleine, suspendirte Partikelchen Schwefel, Zinnober u. s. w., in Glascapillaren dasselbe Verhalten zeigen; die specifisch schwereren strömen näher der Axe, die leichteren näher der Wandung (Schklarewsky). Dies hat seinen Grund darin, dass in engen Röhren der Strom in der Axe am schnellsten ist und nach den Wandungen hin schnell an Geschwindigkeit abnimmt. Die Adhäsion des Protoplasmas der Leucocyten an den Wandungen mag dazu beitragen, dass sie denselben leicht anhaften.

Dieses Verhalten ist nicht ohne Bedeutung für die Auswanderung der Leucocyten aus den Capillaren in die Gewebe, welche nach der Entdeckung von Cohnheim bei der Entzündung stattfindet. In diesem Falle ist immer die Gefässwand pathologisch alterirt; die an derselben zahlreich anhaftenden Leucocyten durchwandern dieselbe, wie es scheint, zwischen den Zellen des Capillarrohres, vermöge ihrer amöboiden Bewegungen. In dem umliegenden Gewebe sammeln sie sich als Eiterkörperchen an. Es ist behauptet worden, dass auch unter normalen Verhältnissen eine solche Auswanderung von Leucocyten in geringer Zahl stattfinde, doch ist dies nicht durch die directe Beobachtung sicher erwiesen.

Die grossen rothen Blutkörperchen des Frosches können durch enge Capillaren oft nur unter Dehnungen und Verbiegungen ihres Körpers hinter einander hindurchschlüpfen, nehmen aber ihre normale Gestalt wieder an. Auch sieht man die kleineren Leucocyten oft längere Zeit in den Winkeln und Theilungsstellen der Capillaren liegen bleiben.

Die Erhaltung des Capillarblutstromes unter normaler Geschwindigkeit und normalem Druck ist für die Ernährung der Gewebe von der höchsten Bedeutung. In dem kurzen Zeitraum der Durchströmung findet die Abgabe der ernährenden Stoffe an die Gewebe und die Aufnahme der unbrauchbaren Stoffe aus ihnen statt. Man hat daher den Capillar-

strom auch den Irrigationsstrom der Gewebe genannt. Die Unterhaltung desselben ist die eigentliche Aufgabe der gesammten Blutcirculation.

Capillardruck. — In den kleinsten Gefässen und Capillaren kann man den Druck nicht unmittelbar messen. Nach den obigen theoretischen Auseinandersetzungen findet in den kleinsten Gefässen und Capillaren eine sehr schnelle Senkung des Druckes statt, so dass zwischen Anfang und Ende der Capillaren eine beträchtliche Druckdifferenz herrschen muss. Man kann daher von einem bestimmten Capillardruck nicht sprechen, denn jeder Punkt der Capillare besitzt einen anderen Druck. v. Kries hat einen mittleren Werth für den Capillardruck zu bestimmen gesucht, indem er Glasplatten auf geröthete Haut- oder Schleimhautstellen auflegte und diese mittels einer Waage mit Gewichten belastete, bis dieselben erblassten. Er fand an der Haut des Fingers Werthe von 37 mm Hg, des Ohres 20 mm Hg, am Zahnfleisch des Kaninchens 33 mm Hg. Die Werthe steigen und fallen mit dem Senken und Erheben der Körpertheile. Umschnürt man den Finger, so wächst durch Stauung der Druck bis zum arteriellen, auf etwa 114—140 mm Hg an.

c) Der Blutstrom in den Venen.

Die Wandungen der Venen unterscheiden sich von denen der Arterien hauptsächlich dadurch, dass sie in ihrer Tunica media weniger elastische Fasern und Muskelfasern enthalten, als jene. Das Lumen einer angeschnittenen Vene fällt daher zusammen, während das einer Arterie klafft. Der Bau des Venensystems ist noch insofern verschieden von dem des Arteriensystems, als es weit geräumiger ist wie jenes. Nicht nur sind die Querschnitte gleichnamiger Venen grösser als die der Arterien, sondern meist wird auch eine Arterie von zwei oder mehreren Venen begleitet. Die Venen der Haut sind namentlich den Arterien gegenüber sehr stark entwickelt. Es bilden die Venen ferner zahlreiche Anastomosen unter einander und entwickeln sich an gewissen Stellen zu kleineren oder grösseren Plexus. Von Wichtigkeit ist das Vorhandensein von Klappen in den Venen, welche so gestellt sind, dass sie den Rückstrom verhindern.

Der Blutstrom in den Venen ist wegen des geringen Druckes in denselben vielfachen Störungen durch äusseren Druck ausgesetzt. In allen diesen Fällen aber wird durch die zahlreichen Anastomosen und die Anwesenheit der Klappen Stauung und Rückstrom des Blutes verhütet.

Die Capacität des Venensystems ist gegenüber der der Arterien von den älteren Anatomen nach dem Verbrauch von Injectionsmasse geschätzt worden. Borelli giebt dieses Verhältniss wie 4 : 1, Haller wie 9 : 4 an. Genauere Messungen nach besseren Methoden fehlen bisher. Die grosse Geräumigkeit des Venensystems ist aber für die Circulation des Blutes nicht ohne Bedeutung.

Druck. — Um den Druck in den Venen zu messen, bedient man sich ebenfalls der einfachen Manometer, die man besser mit 10%iger Sodalösung statt mit Hg füllt, um grössere Werthe zu beobachten. In den peripheren Venen kann man Werthe von 10—20 mm Hg vorfinden, wenn man die Canüle peripherwärts einführt (Poiseuille). Der Druck ist aber ein sehr schwankender. In den grossen Venen in der

Nähe des Thorax, insbesondere in der Jugularis, findet man meist einen negativen Druck vor, der sich rhythmisch bei jeder Inspiration verstärkt. Bei Einführung einer T-Canüle erhielten Ludwig und Mogk immer einen negativen Druck in der Vena jugularis und cruralis; war die Oeffnung der Canüle aber nur nach der Peripherie gerichtet, so entstanden positive Drucke, in der Jugularis von 25—205, in der Cruralis von 150—332 mm Salzlösung (etwa = 2—16, 11—27 mm Hg). Im letzteren Falle misst man z. Th. den Druck in den kleineren Venen in Folge von Stauung, z. Th. die Geschwindigkeitshöhe des Blutstromes in den grösseren Venen. Es unterliegt indess keinem Zweifel, dass der Druck mit der Annäherung an das Herz beständig abnimmt.

Der negative Druck in den grösseren Venen in der Nähe des Thorax ist die Folge der Thoraxaspiration. Der negative Druck im Thoraxraum beträgt während der Ruhe 2—6 mm Hg; während der Inspiration kann er bedeutend grösser werden (s. S. 116, 117). Es liegt daher die Stelle, an welcher der Druck im Gefässsystem gleich Null wird, noch vor dem Ende der Gefässbahn; diese Stelle ist einer freien Ausflussöffnung gleich zu setzen. Von hier ab geschieht die Beförderung des Venenblutes durch die Aspiration des Thorax; doch ist dies nicht so aufzufassen, als ob der Thorax in der Ruhestellung die Kraft zur Beförderung des Blutes liefere, vielmehr wird diese auch vom Herzen erzeugt, da es die ansaugende Kraft des Thorax überwinden muss. Dagegen befördern die Athembewegungen den Blutstrom in der normalen Richtung vermöge der Klappen des Herzens und der Venen. Bei einer jeden Inspiration wird durch die grossen Venen Blut bis in die Herzhöhlen hinein angesogen, dagegen kann durch die Aorta kein Blut wegen der Aortenklappen in das Herz zurückfliessen. Während der Exspirationsbewegung wird dagegen Blut durch die Aorta aus dem Thorax heraus befördert, kann dagegen wegen der Venenklappen nicht weit in das Venensystem zurückströmen. Ein kleiner Theil der Arbeit, welche die Athemmuskeln leisten, dient also der Beförderung des Blutstromes, doch ist diese Arbeit gegenüber der des Herzens keine sehr grosse. Nach Eröffnung der Brusthöhle bleibt daher die Circulation eine ziemlich normale; der negative Druck in den grossen Venen verwandelt dabei sich in einen positiven.

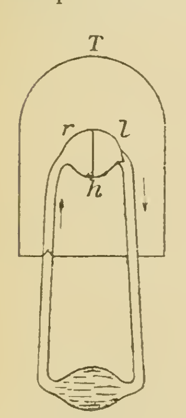


Fig. 33. Aspiration des Thorax.

In nebenstehender Fig. 33 bedeutet das Gefäss T den Thorax. Dasselbe sei allseitig geschlossen und die in demselben enthaltene Luft sei verdünnt. Das Herz sei durch h dargestellt; aus der linken Hälfte l geht die Arterie hervor, welche durch den Boden des Gefässes nach Aussen tritt, und die Vene führe das Blut in die rechte Hälfte des Herzens r wieder zurück. Der Lungenkreislauf ist fortgelassen, da er hier nicht wesentlich in Betracht kommt. Es ist klar, dass ohne Thätigkeit des Herzens der negative Druck in dem Gefässe keine Strömung erzeugen kann, so lange der Raum eine constante Grösse behält. Sobald aber auch ohne Thätigkeit des Herzens eine Erweiterung des Raumes stattfindet, so wird Blutflüssigkeit in denselben eingesogen, welche aber nur durch die Vene, nicht durch die Arterie, in das Herz gelangen kann.

Bei der Verkleinerung des Raumes kann diese Blutmasse nur durch das Herz, die Lungen und die Arterie wieder nach Aussen befördert werden, aber nicht durch die Vene.

Bei Verletzungen grosser Venen, insbesondere der Vena jugularis externa, im Verlauf von Operationen am Halse liegt die Gefahr vor, dass in Folge der Aspiration, namentlich während einer Inspirationsbewegung, Luft in das Herz eingesogen wird. Diese kann durch Verstopfung der Lungencapillaren mit Luftblasen schnell den Erstickungstod herbeiführen. Die Gefahr ist besonders gross, wenn die Venen durch erkranktes Gewebe hindurchgehen, so dass ihre Wände starr geworden sind und das Lumen derselben klafft, während unter normalen Bedingungen die Venen durch den Luftdruck collabiren. Die Luft tritt unter einem blasenden Geräusch ein. Durch Einblasen von Luft in die grossen Venen kann man ein Thier schnell tödten.

Bei starken, kräftigen Exspirationsbewegungen, namentlich beim Schreien, Husten wird der Druck im Thoraxraum ein positiver. Dabei schwellen die grossen Venen am Halse, im Gesichte an, denn es findet in ihnen eine Stauung des Blutes statt.

Die Athembewegungen befördern noch in einer anderen Weise den Blutstrom in den Abdominalorganen und zwar durch die rhythmischen Verstärkungen des Abdominaldruckes, sowohl bei der Inspiration als auch bei aktiven Exspirationen. Diese Begünstigung des Blutstromes ist sowohl für den Pfortaderkreislauf, in welchem ein grösserer Widerstand zu überwinden ist, als auch in anderen Gefässbezirken nicht ohne Bedeutung.

Von merklichem Einfluss auf die Blutbewegung in den Venen ist die Schwere. Sie beschleunigt die Strömung in allen oberhalb und verzögert sie in allen unterhalb des Herzens gelegenen Venen. Senkt man die Körpertheile, so sieht man die Venen der Haut leicht anschwellen, erhebt man sie, so entleeren sich die Venen. Man legt daher entzündete Körpertheile möglichst hoch, um die Blutfülle derselben zu mässigen.

Die Muskelbewegungen in allen Körpertheilen, vornehmlich in den Extremitäten, befördern den Venenblutstrom in hohem Grade, wenn dieselben rhythmisch erfolgen, wie z. B. beim Gehen. Dies geschieht rein mechanisch durch den Druck auf die zwischen den Muskeln und ihren Bündeln verlaufenden Venen, während die Klappen den Rückstrom hindern. Dagegen kann anhaltende tetanische Contraktion der Muskeln mit Stauungen des Blutes in den Venen verknüpft sein. Es kommt hierbei noch in Betracht, dass zugleich mit der Erregung der Muskeln auch eine Gefässerweiterung in ihnen verbunden zu sein scheint (s. d. Cap. B. 2.).

Jeder äussere Druck, dem namentlich die Hautvenen oft ausgesetzt sind, erhöht den Druck im peripheren Abschnitt der Vene. Durch Anlegung einer Aderlassbinde wächst der Druck in demselben, so dass ein starker Blutstrahl bei der Incision austritt.

Geschwindigkeit. — In Folge des geringen und wechselnden Druckes ist die Geschwindigkeit des Blutstromes in den Venen eine sehr inconstante. Doch hat man feststellen können, dass sie im Allgemeinen dem Gesetze folgt, nach welchem sie umgekehrt proportional dem Gesammtquerschnitt sein muss. Sie nimmt also mit der Annäherung an das Herz

beständig zu. Volkmann fand sie in der Vena jugularis zu 225 mm in 1 Secunde. Sie wird im Allgemeinen wegen der grösseren Weite der Venen geringer sein als in gleich weit vom Herzen entfernten Arterien.

In der Zeiteinheit muss durch die beiden Hohlvenen dieselbe Blutmenge zum Herzen zurückkehren, als durch die Aorta aus dem Herzen abströmt, und da der Querschnitt beider Venen zusammen mindestens doppelt so gross ist als der der Aorta, so wird die Geschwindigkeit in ihnen etwa halb so gross sein als in dieser.

Ein Venenpuls kommt unter normalen Verhältnissen niemals vor. Der Arterienpuls kann sich nicht durch die Capillaren bis zu den Venen fortpflanzen. Dagegen hat man sich die Frage vorgelegt, ob nicht die Diastole des Herzens eine negative Welle (Thalwelle) in den Venen hervorbringt, da doch die Aufhebung der Compression eines Schlauches eine solche erzeugt. Auch an dem Weber'schen Modell des Kreislaufes (s. Fig. 21) sieht man in dem Venenschlauch bei der Diastole eine negative Welle ablaufen. In den Venen des Körpers kann aber desshalb keine negative Welle entstehen, weil das Herz mit geräumigen Vorhöfen versehen ist, in denen sich während der Systole des Ventrikels so viel Blut angesammelt hat, dass es den Raum des erschlaffenden Ventrikels genügend anfüllt. Daher kommt es auch, dass während der Ventrikelsystole der Blutstrom in den Hohlvenen nicht unterbrochen wird. Da auch während der Diastole des ganzen Herzens und während der Systole der Vorhöfe der Blutstrom in den Ventrikel hinein durch die Vorhöfe andauert, so haben wir uns die Stromgeschwindigkeit in den Hohlvenen als eine fast gleichförmige, vom Herzpulse unabhängige und nur mit der Athmung schwankende vorzustellen. Dass durch die Diastole des Ventrikels eine Ansaugung nicht stattfindet, haben wir schon oben erörtert (s. S. 55). Während also unter normalen Verhältnissen ein Pulsus venosus nicht auftritt, kann ein solcher unter pathologischen Verhältnissen erscheinen, sobald die Valv. tricuspidalis insufficient ist. Alsdann kann bei der Ventrikelsystole eine erhebliche Blutmenge in die Hohlvenen zurückgeworfen werden, und wenn dann die Klappen am Ursprung der Vena jugularis nicht genügend schliessen, so sieht man an dieser Vene eine mit der Systole synchronische Pulswelle auftreten.

3. Dauer eines Kreislaufes.

Von Interesse ist es zu wissen, in welcher Zeit das Blut einen ganzen Kreislauf, d. h. den Körper- und Lungenkreislauf, zurücklegt, so dass dieselbe Blutmasse wieder in denselben Abschnitt des Herzens zurückgekehrt ist. Dies wird zwar in strengem Sinne nicht anzugeben sein, da die Wege im Kreislaufe sehr ungleiche Länge haben. Der kürzeste Weg gehört der Gefässbahn des Herzens selbst an, der längste der der unteren Extremitäten. Indessen kommt die Länge der grösseren Gefässe doch wenig in Betracht, da in ihnen die Geschwindigkeit eine grosse ist, während der grösste Theil der Stromdauer auf die kleinsten Gefässe und Capillaren zu rechnen ist.

Um diese Zeit zu messen, injicirte Hering (der Aeltere) in die Vena jugularis nach dem Herzen zu eine verdünnte Lösung von Ferro-

cyankalium und liess aus dem peripheren Theil der Vena jugularis der anderen Seite das Blut tropfenweise in eine Eisenchloridlösung einfliessen. Hat in diesem Falle das Ferrocyankalium mit dem Blute den Weg durch das rechte Herz, die Lungen, das linke Herz und die Gefässbahn des Kopfes zurückgelegt, so erzeugt es beim Eintropfen einen leicht erkennbaren Niederschlag von Berliner Blau. Hering fand bei Pferden für die Kreislaufsdauer eine Zeit von 25—31 Secunden.

Vierordt verbesserte diese Methode, indem er eine grössere Zahl von mit Eisenchlorid gefüllten Fläschchen auf einem drehbaren Gestell anbrachte und dieses nach dem Schlage eines Secundenpendels drehte, so dass in jedes Fläschchen einige Tropfen Blut fielen. Nach dem Versuch sah man, in welchem Fläschchen die Reaktion zuerst erschienen war. Er fand bei Hunden 15,22, bei Ziegen 12,8, bei Kaninchen nur 7 Secunden für die Kreislaufsdauer vor.

Es richtet sich die Kreislaufsdauer wesentlich nach der Körpergrösse und Pulsfrequenz der Thiere. Im Allgemeinen ist die Dauer eines Kreislaufes gleich der Zeit von 26—28 Pulsen.

Taxirt man hiernach die Kreislaufsdauer für den erwachsenen Menschen, so erhält man eine Mittelzahl von 22,5 Secunden.

Dieser Werth stimmt auch mit der Annahme, dass bei jeder Systole etwa 188 g Blut entleert werden. Denn nehmen wir eine Blutmenge von 5 kg an, so erhalten wir 5000 : 188 = 26,6 Pulse für die Zeit eines Kreislaufes.

Es ist überraschend, dass die Kreislaufsdauer eine verhältnissmässig so kurze ist, da in dieser Zeit so erhebliche Aenderungen im Blute vor sich gehen.

4. Grösse der Herzarbeit.

Man hat berechnet, wie gross die mechanische Arbeit ist, welche das Herz bei jeder Systole leistet. Diese Arbeit verwandelt sich im Kreislauf durch Reibung in Wärme und in die lebendige Kraft der strömenden Blutmasse. Robert Mayer berechnete diese Arbeit in folgender Weise.

Man denke sich, dass bei der Systole des linken Ventrikels die entleerte Blutmasse unter dem in der Aorta herrschenden Drucke durch eine Oeffnung in die Höhe gespritzt würde, so würde diese Höhe gleich der Druckhöhe plus der Geschwindigkeitshöhe (s. S. 63) in der Aorta sein. Ist der Druck in der Aorta gleich einer Blutsäule h, die Geschwindigkeitshöhe s, und m die entleerte Blutmenge, so ist die geleistete mechanische Arbeit gleich $m(h+s)$. Die Geschwindigkeitshöhe s ist gleich $\frac{v^2}{2g}$, wenn v die Blutgeschwindigkeit in der Aorta, g die Beschleunigung durch die Schwere ist. Nimmt man nach Vierordt für $m = 175$ g, $h + s = 2{,}24$ m an, so ist die mechanische Arbeit jeder Systole etwa 0,4 kgm. In 24 Stunden würde der linke Ventrikel eine Arbeit von 40—50000 kgm leisten.

5. Blutvertheilung.

Durch die Circulation wird die ganze Blutmasse in gewissen Verhältnissen auf die Organe vertheilt. Die Blutvertheilung nach dem Tode giebt hierüber keinen Aufschluss, da die Arterien sich vermöge ihrer Elasticität zusammenziehen und die Blutmasse in die Venen und in das rechte Herz treiben. Nur der Reichthum an Blutgefässen giebt einen Anhalt für die Blutmenge der Organe während des Lebens.

J. Ranke hat an lebenden Thieren einzelne Organe abgebunden und nach dem Tode den Blutgehalt in ihnen bestimmt. Es ergab sich entsprechend der Entwicklung der Gefässe, dass die Eingeweide der Brust- und Bauchhöhle zusammen etwa zwei Drittel, Knochen-, Muskel- und Nervensystem etwa ein Drittel der gesammten Blutmasse enthalten. Die Leber ist das blutreichste Organ.

Plethysmographie. — Die Schwankungen des Blutgehaltes der Organe und Körpertheile hat man mit Hilfe des Plethysmographen beobachten können. Derselbe ist von Fick und von Mosso angewendet

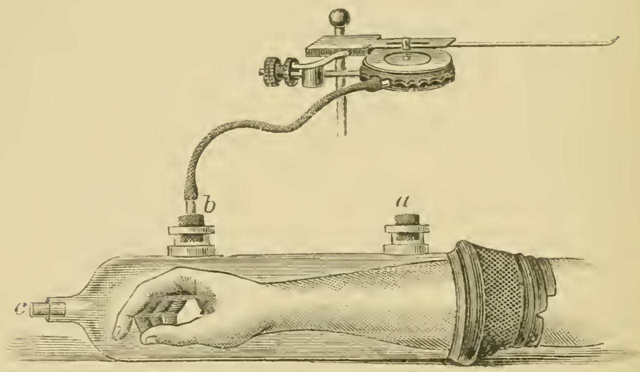


Fig. 34. Plethysmograph von Mosso.

worden; man kann mit demselben auch die Pulsschwankungen des Blutgehaltes zugleich wahrnehmen. Er besteht (Fig. 34) aus einem cylindrischen Gefäss. Durch das offene Ende wird z. B. der Arm oder die Hand hineingebracht und dieses durch eine Gummimanchette dicht geschlossen. Der Cylinder wird mit lauwarmem Wasser durch die Oeffnung *a* gefüllt, diese geschlossen und die Oeffnung *b* mit einem Manometer oder besser mit einem Marey'schen Tambour verbunden. Ein Druckgefäss kann, um den Druck in dem Cylinder zu reguliren, mit der Oeffnung *c* verbunden werden. Man erhält nun auf diese Weise plethysmographische Pulscurven, welche den sphygmographischen sehr ähnlich sind und auf dem absteigenden Theil auch secundäre Wellen besitzen. Anfangs meinte man, dass diese Curven identische seien, doch haben Fick und v. Kries gezeigt, dass dies nicht der Fall ist, da der Plethysmograph die Volumsschwankungen, der Sphygmograph die Druckschwankungen angiebt. Man würde daher auf diese Weise entscheiden können, ob eine Welle rechtläufig oder rückläufig ist. Rechtläufige Wellen müssen Volumszunahmen erzeugen, rückläufige dagegen Volumsabnahmen, während beide an der sphygmographischen Curve als Er-

hebungen erscheinen. Fick folgert aus gleichzeitiger Aufnahme der sphygmographischen Curve der Art. radialis und der plethysmographischen Curve der Hand, dass die erste secundäre Welle eine rückläufige sei, also durch Reflexion an den Arterienenden entstehe. Diese sei aber noch in dem Gipfel der primären Welle verborgen, während die sog. dicrotische Welle wieder eine rechtläufige sei (s. oben S. 79).

Mit Hilfe des Plethysmographen kann man die in längeren Perioden erfolgenden Schwankungen der Blutfülle beobachten, indem man die in den Cylinder ein- und austretende Wassermenge mit geeigneten Apparaten misst (Mosso). In ähnlicher Weise hat man die wechselnde Blutfülle einzelner Organe, z. B. der Nieren, der Milz an lebenden Thieren untersucht, indem man sie in Kapseln einschloss, durch welche Canülen zu dem Blutgefäss führten, und die Kapseln als Plethysmographen benutzte (Cohnheim u. Andere).

B. Das Nervensystem der Circulationsorgane.

Die Circulation des Blutes geht im lebenden Körper nicht unter beständig gleich bleibendem Druck und gleicher Geschwindigkeit vor sich, vielmehr treten innerhalb gewisser Grenzen Aenderungen dieser Faktoren auf. Dieselben werden durch Schwankungen in der Thätigkeit des Herzens und durch Erweiterungen und Verengerungen der Gefässe herbeigeführt.

Solche Aenderungen in der Circulation erscheinen durchaus nothwendig, damit sich diese den verschiedenen Zuständen des Körpers und seiner Organe gehörig anpasst. Die Erfahrung lehrt, dass im Zustande der Ruhe das Herz langsamer schlägt, der Druck und die Geschwindigkeit des Blutes geringer sind, dass hingegen bei der Thätigkeit, insbesondere durch angestrengte Muskelaktion, eine Beschleunigung der Pulse, Erhöhung des Blutdrucks und der Geschwindigkeit des Blutstroms eintreten. Man weiss ferner, dass in thätigen Organen die Gefässe sich erweitern, dass durch den Wechsel der Temperatur, durch Nahrungsaufnahme eine Einwirkung auf Herz und Gefässe stattfindet.

Alle diese Veränderungen werden durch das Nervensystem der Ciculationsorgane herbeigeführt, welches daher die Funktion hat, den Blutstrom im Körper zu reguliren.

1. Das Nervensystem des Herzens.

Die Ursache der Herzpulsationen liegt im Herzen selbst, nicht ausserhalb desselben. Das ausgeschnittene Herz eines Frosches setzt unter günstigen Bedingungen seine Pulsationen Tage lang fort. Das Herz des Säugethiers hört zwar nach der Tödtung sehr schnell auf zu pulsiren, aber dies ist nur die Folge der mangelnden Ernährung durch sauerstoffhaltiges Blut. Wenn man bei einem Säugethiere alle Nervenverbindungen vom Gehirn und Rückenmark, die beiden Nervi vagi und die Aeste des N. sympathicus durchschneidet, so fährt das Herz fort, regelmässig zu pulsiren. Es entstehen daher die Impulse, welche das Herz zur Thätigkeit anregen, im Herzen selbst.

Intracardiale Centra. — Von Remak ist ein Haufen von Ganglienzellen am Hohlvenensinus des Froschherzens nachgewiesen worden, von Bidder ein grösserer Haufen von Ganglienzellen an der Atrioventriculargrenze. Diese Ganglien werden als die intracardialen Centra angesehen, von denen die Innervation des Herzens ausgeht.

A. W. Volkmann hat den Satz aufgestellt, dass im Herzen ein automatisches Centrum enthalten sein müsse. Versuche von Stannius haben dann in ihrem weiteren Verfolge zu dem Ergebniss geführt, dass das automatische Centrum vornehmlich in den Remak'schen Ganglien des Hohlvenensinus seinen Sitz hat (vgl. S. 104, 105).

Betrachtet man das pulsirende Froschherz, so sieht man, dass die Pulsationen an den Hohlvenen und dem Hohlvenensinus beginnen, sich von dort auf die beiden Vorhöfe und von diesen auf die Ventrikel fortpflanzen. Der erste Stannius'sche Versuch besteht nun darin, dass man eine Ligatur zwischen Hohlvenensinus und Vorhof anlegt oder das Herz an dieser Grenze durchschneidet. Man sieht dann, dass der Hohlvenensinus seine Pulsationen fortsetzt, die übrigen Herztheile aber, Vorhöfe und Ventrikel, stehen bleiben. Wirken keine äusseren Reize auf das Herz ein, so ist der Stillstand des sinuslosen Herzens ein dauernder. Lässt man aber einen mechanischen, elektrischen oder chemischen Reiz auf die Herzoberfläche einwirken, so entsteht eine einmalige Pulsation. Reizung der Vorhöfe z. B. durch einen Nadelstich bringt eine Pulsation in dem Rhythmus, Vorhof—Ventrikel, hervor, Reizung des Ventrikels in dem Rhythmus, Ventrikel—Vorhof. Die Bidder'schen Ganglien an der Atrioventriculargrenze besitzen demnach nicht die Eigenschaft der Automatie, sie besitzen vielmehr die Funktion, die Erregung vom Vorhof auf den Ventrikel zu übertragen, wie es bei der natürlichen Pulsation geschieht, können die Erregung aber auch in der umgekehrten Richtung leiten. Da die Muskelfasern der Vorhöfe von denen des Ventrikels vollständig getrennt sind, so kann die leitende Verbindung nur durch die Atrioventricularganglien hergestellt sein. Eckhard hat dies bestätigt, indem er sah, dass nach Exstirpation dieser Ganglien die Pulsation sich nicht mehr von einem Herztheil auf den anderen fortpflanzte.

Der zweite Stannius'sche Versuch besteht darin, dass man an der Atrioventriculargrenze eine Ligatur anlegt oder daselbst das Herz durchschneidet, nachdem der Hohlvenensinus abgetrennt war. Man beobachtet dann, dass oft Vorhöfe und Ventrikel eine Reihe rhythmischer Pulsationen vollführen, in anderen Fällen pulsiren nur der Ventrikel oder nur die Vorhöfe. Nach einigen Minuten tritt wieder Ruhe ein. Dieser Vorgang erklärt sich aus der mit dem Schnitt oder der Ligatur verbundenen mechanischen Reizung der Bidder'schen Ganglien, welche eine Zeitlang anhält. Sind bei der Trennung an beiden Herztheilen Ganglienzellen sitzen geblieben, so pulsiren beide Theile; lag der Schnitt etwas oberhalb der Ganglien, so pulsirt gewöhnlich nur der Ventrikel; lag er etwas unterhalb derselben, so pulsiren nur die Vorhöfe. Schneidet man von dem pulsirenden Ventrikel eine dünne Schicht ab, welche die Ganglien enthält, so hören die Pulsationen sofort auf. H. Munk hat beobachtet, dass wenn man das sinuslose Herz an der Atrioventriculargrenze in der Gegend der Ganglien durch einen Nadelstich reizt, eine Reihe von rhythmischen Pulsationen erfolgen, bei denen beide Herztheile zu gleicher Zeit sich zusammenziehen.

In den Wänden der Vorhöfe und namentlich in der Vorhofsscheidewand finden sich ebenfalls Ganglienzellen zerstreut vor. Der Bereich der automatischen Ganglien im Hohlvenensinus ist gegen die Vorhöfe kein scharf begrenzter. Trennt man aber mit dem Hohlvenensinus noch einen schmalen Ring des rechten Vorhofs mit ab, so tritt immer Herzstillstand ein. Bidder bezeichnet die Atrioventricularganglien als reflectorische, da sie auf jeden von irgend einer Stelle des Herzens ausgehenden Reiz reagiren.

Jeder kleine Abschnitt des Herzmuskels ist direct reizbar, sowohl an den Vorhöfen als auch am Ventrikel. In der Muskulatur des Ventrikels beim Frosch hat man bis jetzt keine Ganglienzellen vorgefunden. Jedes kleinste Stück desselben bis zur Spitze ist trotzdem direct reizbar. Die Erregung pflanzt sich von jedem gereizten Punkte nach allen Seiten hin fort, so dass man annehmen muss, dass die Leitung durch die Muskelfasern allein geschieht (Engelmann).

Die Muskulatur des Herzens besitzt für sich auch ohne Mitwirkung der Centren die Eigenschaft der Rhythmicität, d. h. wenn schnelle oder continuirliche Reize denselben erregen, so geräth er in rhythmische Contraktionen. Dies ist der Fall bei Durchleitung von Inductionsströmen und auch bei Durchleitung eines constanten Stromes (Eckhard, Heidenhain), ebenso bei chemischer Reizung durch verdünnte Säuren oder stärkere Salzlösungen. Ein constanter Tetanus tritt am Herzmuskel nicht auf, dagegen werden bei sehr starker Reizung die Pulse so frequent, dass sie sich zum Theil zu einem unvollkommenen Tetanus summiren.

Wenn man den Herzmuskel mit verschieden starken Reizen erregt, so tritt mit dem schwächsten wirksamen Reize schon das Maximum der Contraktion auf (Bowditch). Weitere Steigerung des Reizes hat kein Wachsen der Contraktion zur Folge, so dass man durch Aenderung der Reize keine verschieden starken Pulsationen auslösen kann. Wenn man einzelne Reize, z. B. Inductionsschläge, mit gewisser Geschwindigkeit auf einander folgen lässt, so löst nicht jeder Reiz eine Pulsation aus, sondern je nach der Frequenz erst der zweite, dritte u. s. w. Die Muskelfasern des Herzens verhalten sich also in vieler Beziehung ganz anders als die der Skelettmuskeln (s. 9. Cap. A. 5.).

Noch complicirter ist das Verhalten des ganzen oder des sinuslosen Herzens gegen Reize. Leitet man durch das sinuslose Herz einen constanten Strom in der Richtung von den Vorhöfen zum Ventrikel, so erfolgen rhythmische Pulse meist im Rhythmus, Vorhof—Ventrikel, umgekehrt dagegen bei umgekehrter Richtung des Stromes (Bernstein). Die Erregung geht in diesen Fällen scheinbar entgegen dem Pflügerschen Gesetze (s. 10. Cap. 2.) von der Anodenseite des Stromes aus. Leitet man den Strom quer durch das Herz, so erscheinen die Pulse beider Herztheile gleichzeitig. Es hat den Anschein, dass der constante Strom eine Einwirkung in den Atrioventricularenganglien ausübt.

An den Säugethierherzen scheint die Eigenschaft der Automatie sich über einen grösseren Abschnitt der Vorhofsganglien auszudehnen. Ludwig und Wooldridge haben am lebenden Thiere die beiden Vorhöfe in der Mitte durch eine Ligatur zerquetscht und nach Oeffnung derselben eine Fortdauer der Pulsationen am Ventrikel beobachtet. Um die Trennung vollkommen sicher auszuführen, wurde auch ein Metall-

ring in beide Vorhöfe eingebracht, auf diesen ein äusserer Ring gepresst und die Wand der Vorhöfe in einer Rinne des äusseren Ringes durchschnitten.

Die Hemmung der Herzbewegung durch den N. vagus. — Der Nerv. vagus sendet in der Brusthöhle die Rami cardiaci zum Herzen. Es ist von Eduard Weber im Jahre 1844 entdeckt worden, dass die Reizung des Nerv. vagus einen Stillstand der Herzpulsationen herbeiführt. Wird der periphere Stumpf des durchschnittenen Nerv. vagus mässig stark gereizt, so sieht man eine Verlangsamung der Pulse eintreten, bei starker Reizung erfolgt ein Stillstand des Herzens und zwar in Diastole.

Am Froschherzen lässt sich die Einwirkung des Nerv. vagus genauer untersuchen. Der Stillstand der Pulse tritt nicht sofort ein, sondern erst nach 1—2 Schlägen, dann verharrt die Muskulatur des Herzens in vollkommener Erschlaffung und nach dem Ende einer Reizung von einigen Secunden bleibt das Herz noch einige Zeit ($^1/_2$—1 Minute) in Ruhe, worauf dann die Pulse erst schwach und langsam, dann stärker und frequenter wieder anheben. Es lässt sich also ein Stadium der Latenz und ein solches der Nachwirkung am Herzen bei Vagusreizung unterscheiden.

Der Nerv. vagus ist demnach der Hemmungsnerv des Herzens. Die Hemmung beruht nicht darauf, dass die Muskelfasern unerregbar werden. Wenn man das Herz während des Vagusstillstandes auf irgend eine Weise reizt, z. B. durch Nadelstich, so macht es eine regelmässige Pulsation, die auch vom Vorhof auf Ventrikel und umgekehrt übertragen wird. Die Hemmung besteht vielmehr in einer Aufhebung der automatischen Erregung im Herzen. Man hat daraus geschlossen, dass die Fasern des Nerv. vagus nicht direct mit den Muskelfasern, sondern mit den Ganglienzellen des Herzens in Verbindung stehen. Bidder hat im Froschherzen den Verlauf der Vagusfasern verfolgt. Die Herzäste desselben treten in das Septum atriorum ein und stehen mit den Ganglienzellen desselben und denen des Sinus venosus in Verbindung; sie erstrecken sich durch das Septum bis zu dem an der Atrioventriculargrenze gelegenen Bidder'schen Ganglienhaufen. Bidder gab an, dass sie in einer Spiralfaser an die Ganglienzellen herantreten, und dass diese auch nach der Durchschneidung des Nerv. vagus bei Fröschen degenerire.

Die Hemmung durch den Vagus erstreckt sich vornehmlich auf die im Hohlvenensinus gelegenen automatischen Centren. Wird der Hohlvenensinus mit elektrischen Strömen möglichst isolirt gereizt, so sieht man auch, insbesondere nach der Reizung, einen längeren Stillstand eintreten. Während der Reizung findet augenscheinlich zugleich eine Erregung der Centren und der Muskeln statt, so dass oft schnelle Pulse erscheinen. Gewisse Gründe sprechen dafür, dass die Endigungen des Vagus mit eigenthümlichen Hemmungsapparaten ausgestattet sind: Schmiedeberg hat dieselben periphere Hemmungscentren genannt.

v. Bezold hat die Theorie aufgestellt, dass in den automatischen Herzcentren erregende und hemmende Kräfte vorhanden sind, die sich beständig einander entgegen wirken. Die rhythmische Thätigkeit kommt nach dieser Vorstellung dadurch zu Stande, dass die erregende Kraft soweit anwächst, bis sie die hemmende Kraft überwindet und sich dann

in lebendige Kraft umsetzt. Man hat als mechanisches Bild für einen solchen Vorgang die Durchleitung eines Luftstroms durch eine Flüssigkeit angeführt, welcher nicht continuirlich, sondern in Folge des Widerstandes in einzelnen Blasen hindurchtritt. Diese Anschauung über die Natur rhythmischer Centren ist von Rosenthal auch auf das Athmungscentrum ausgedehnt und weiter ausgebildet worden (s. 3. Cap. C.).

Geht man von dieser Theorie aus, so würde die Einwirkung des Nerv. vagus auf die Herzcentren darin bestehen, die in ihnen vorhandene hemmende Kraft zu verstärken. Die Hemmung kann eine so starke werden, dass die erregende Kraft sie längere Zeit nicht zu durchbrechen vermag. Man hat sich gefragt, ob die erregende Kraft während der Hemmung ohne Verlust aufgespeichert wird, oder ob eine Vernichtung derselben hierbei stattfindet. Gewisse Erscheinungen sprechen dafür, dass eine solche Aufspeicherung von Kraft während des Vagusstillstandes stattfinde, weil sehr häufig nach der Reizung die eintretenden Pulse allmählig stärker und frequenter werden, als sie vorher gewesen sind. Im Vagus des Frosches hat man aber auch beschleunigende Fasern nachgewiesen, welche nach der Reizung zur Wirkung kommen können. An Säugethieren sieht man oft während der Vagusreizung eine kräftige Pulsation die Hemmung durchbrechen, welche für die Ansammlung von Kraft während des Stillstandes zeugen könnte. Indess ist dieser Beweis wegen der Aenderung der Blutfülle im Herzen nicht eindeutig. Andere (Coats) haben behauptet, dass die verkleinerten Contraktionen während schwacher Vagusreizung einen Beweis für die Vernichtung erregender Kräfte lieferten, doch erscheint diese Folgerung keine nothwendige, da nach der Reizung die Pulse meist kräftiger werden als vorher. Gaskell hat beobachtet, dass in der Vagusreizung die Diastole des Froschherzens vollkommener wird als während der Pulsationen und der Muskelstrom des Herzens stärker anwächst. Diese Beobachtung würde dafür sprechen, dass die vollkommenere Muskelruhe während des Vagusstillstandes in dem Herzmuskel eine Ansammlung von Spannkräften begünstige. Kurzum eine Vernichtung von Spannkräften im Herzen während des Stillstandes erscheint weder bewiesen noch überhaupt vom theoretischen Gesichtspunkte aus zweckmässig und wahrscheinlich zu sein. Mindestens müsste die Ruhe des Herzmuskels mit einer Erholung desselben verknüpft sein.

Herzgifte. — Unter den Herzgiften giebt es einige, deren Wirkung für die Theorie der Herzbewegung von Bedeutung geworden ist. Es giebt unter ihnen solche, welche die Endigungen des Nerv. vagus im Herzen lähmen; zu diesen gehört besonders das Atropin, das Alkaloid der Belladonna und das Curare in starker Dosis, während letzteres in schwächerer Dosis, welche die Nervenenden der willkürlichen Muskeln bereits vollständig lähmt, den Vagus noch intakt lässt (s. 9. Cap. A.). Das Atropin hat aber einen ganz specifischen Einfluss auf den Herzvagus, auf die Nerven des Sphincter pupillae (s. 11. Cap. C. N. oculomot.) und die Speichelnerven (s. 4. Cap. 1.). Traube, v. Bezold haben beobachtet, dass nach Einspritzung kleiner Dosen Atropin die Reizung des Vagus keinen Herzstillstand mehr zur Folge hat. Bei Säugethieren bewirkt daher das Atropin auch meist eine Beschleunigung der Pulse. Schmiedeberg hat ferner festgestellt, dass das atropinisirte Froschherz auch bei Reizung des Hohlvenensinus nicht mehr zum Stillstand gebracht werden kann. Dies Alles

beweist, dass das Atropin die Endapparate des Nerv. vagus im Herzen bis in ihre letzten reizbaren Endigungen lähmt. Anders verhält sich das Curare. Wenn man nach starker Curarelähmung vom Stamme des Vagus keinen Herzstillstand mehr erhalten kann, so gelingt es noch durch Reizung des Hohlvenensinus einen solchen zu erzielen. Das Curare lähmt demnach den Vagus nicht bis in die letzten Endigungen, sondern an einer von den Centren des Herzens entfernteren Stelle. Hieraus hat Schmiedeberg auf das Vorhandensein von Hemmungscentren im Herzen geschlossen, und hat angenommen, dass das Curare nur die Faserenden, das Atropin aber die Hemmungscentren lähme. Es sei (Fig. 35) V eine Faser des Nerv. vagus, h das Hemmungscentrum, a das automatische Centrum im Herzen, so verlegen wir den Angriffspunkt des Atropins nach h, den des Curare aber an eine Stelle = der Vagusfaser. Diese Anschauung erfährt eine gute Bestätigung durch den Einfluss von anderen Giften, welche die Endigungen des Nerv. vagus im Herzen erregen. Zu diesen gehören das Muscarin, das Gift des Fliegenpilzes (Agaricus muscarius), und das Nicotin. Wenn man einige Tropfen einer verdünnten Muscarinlösung auf das ausgeschnittene Froschherz bringt, so tritt bald ein Stillstand in Diastole ein, in welchem es auf directe Reize noch gut erregbar ist. Man könnte meinen, dass derselbe durch eine Lähmung der automatischen Centren verursacht sei, aber Schmiedeberg hat gezeigt, dass der Muscarinstillstand durch Atropin aufgehoben wird, und dass das atropinisirte Herz gegen Muscarin ganz unempfindlich ist. Das Muscarin reizt daher die Vagusenden, das Atropin hebt die Wirkung desselben auf, weil es die erregten Endapparate lähmt. Nun zeigt sich ferner, dass das Curare den Muscarinstillstand nicht beseitigen kann, woraus wiederum zu schliessen ist, dass das Muscarin ebenso wie das Atropin die letzten Endapparate, die sog. Hemmungscentren h, zum Angriffspunkt wählt.

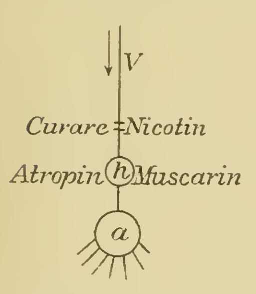


Fig. 35.
Wirkung der Herzgifte.

Das Verhalten des Nicotins ist ein anderes. Traube, Rosenthal haben beobachtet, dass das Nicotin im ersten Stadium der Wirkung Herzstillstand durch Vagusreizung verursacht, im weiteren Verlauf derselben aber die Vagusendigungen lähmt. Für die Reizung sowohl als für die Lähmung liegt der Angriffspunkt wie beim Curare vor den Hemmungscentren. Dies geht daraus hervor, dass Curarelähmung den Nicotinstillstand ausschliesst, dass aber die Nicotinlähmung des Vagus den Muscarinstillstand nicht aufhebt.

Auch das Digitalin aus der Digitalis, welche ja therapeutisch schon lange Verwendung findet, gehört zu den Giften, welche den Herzvagus, zugleich in der Peripherie wie in seinem Centrum im verlängerten Mark, erregen.

Der Stillstand des Herzens nach Abtrennung des Hohlvenensinus ist auch von Einigen früher als eine Folge der Vagusreizung durch Schnitt oder Ligatur aufgefasst worden (Heidenhain). Hiergegen lässt sich aber geltend machen, dass eine solche Reizung keine andauernde sein könnte. Czermak hatte ferner gesehen, dass das stark curarisirte Herz ebenfalls nach Abtrennung des Hohlvenensinus stillsteht;

schliesslich findet man, dass das atropinisirte Herz sich ebenso verhält, obgleich in diesem alle Elemente des Vagus bis in die letzten Endigungen gelähmt sind. Die obige Auslegung des ersten Stanniusschen Versuches wird hierdurch bestätigt.

Thätigkeit des Herzvagus. — Die Funktion des Herzvagus ist von grosser Bedeutung für die Blutcirculation. Durchschneidung der beiden Nerv. vagi am lebenden Thiere hat unmittelbar eine Beschleunigung der Pulse zur Folge. Die Vermehrung der Pulsschläge des Herzens ist namentlich bei Säugethieren von geringer Pulsfrequenz z. B. beim Hunde sehr bedeutend, geringer beim Kaninchen. Die Durchschneidung eines Nerven verursacht noch keine dauernde Aenderung der Pulsfrequenz, weil der Vagus der andern Seite vicariirend eintritt. Die Herzvagi befinden sich daher in dem Zustande beständiger Erregung, welche von ihrem Centrum im verlängerten Mark ausgeht.

Bei Fröschen tritt nach Durchschneidung beider Vagi keine erhöhte Pulsfrequenz ein, da sich die Centren in keinem dauernden Erregungszustande befinden.

Um die Einwirkung des Vagus auf die Blutcirculation zu erkennen, ist es nothwendig, eine Blutdruckcurve am Kymographion zu verzeichnen.

In Fig. 36 sieht man die Folgen einer beiderseitigen Vagusdurchschneidung dargestellt. Die links beginnende Curve läuft in normaler

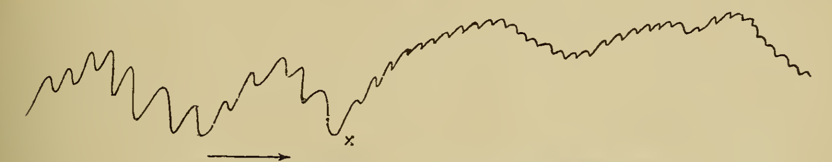


Fig. 36. Blutdruckcurve: × Durchschneidung beider Vagi.

Weise bis × ab, in welchem Moment beide Nerven durchschnitten worden sind. Die bedeutende Vermehrung der Pulsfrequenz ist zugleich mit einem beträchtlichen Ansteigen des arteriellen Blutdrucks verbunden. Obgleich jede Systole nach Vagusdurchschneidung eine kleinere ist als vorher, so ist doch die in der Zeiteinheit geförderte Blutmenge in Folge der vermehrten Schlagzahl des Herzens eine grössere, so dass Druck und Geschwindigkeit des Blutes erheblich wachsen.

An der Blutdruckcurve von Fig. 37 erblickt man die Folgen einer Reizung eines durchschnittenen Nerv. vagus an seinem peripheren Stumpfe. Bei der in × beginnenden starken Reizung tritt Herzstillstand ein, die Druckcurve sinkt schnell ab, ohne systolische Erhebungen zu zeigen. Während andauernder Reizung brechen aber bei niederem Blutdrucke einzelne meist kräftige Pulse durch, mit denen das stark gefüllte Herz grosse Blutmengen entleert. Am Ende der Reizung bei ○ steigt gewöhnlich unter Zunahme der Pulsfrequenz ohne die lang dauernde Nachwirkung, welche man am Froschherzen sieht, die Blutdruckcurve in die Höhe. Durch abgemessene elektrische Reizung des Vagus kann man der Pulszahl jede beliebige Frequenz geben.

Da der Nerv. vagus auch eine Einwirkung auf die Athembewegungen hat (s. 3. Cap. C.), so muss man sich davon überzeugen, dass

die Aenderung der Athmung nach seiner Durchschneidung nicht die Ursache der Pulsvermehrung ist. Dies geschieht am besten dadurch, dass man das Thier durch Curare lähmt und die Athmung künstlich durch Einblasungen unterhält. Auch dann ist der Erfolg der Vagusdurchschneidung der gleiche. Die Curarisirung darf natürlich nicht so stark sein, dass die Vagusendigungen gelähmt werden.

Der Nerv. vagus hat demnach die Aufgabe, die Herzbewegung und durch diese die Blutcirculation zu reguliren. Er ist ein regulatorischer Nerv des Herzens.

Centrum des Herzvagus. — Da der Vagus in seinem Centrum beständig erregt wird, so hat man diese Erregung auch den Vagustonus genannt. Heidenhain hat nachgewiesen, dass die Hemmungsnerven aus den oberen Wurzeln des Nerv. accessorius stammen, nicht aus den Vaguswurzeln. Er sah, dass nach Ausreissung der Accessoriuswurzeln bei Kaninchen eine Erhöhung der Pulsfrequenz eintrat. Es gelang ihm sogar, die Thiere längere Zeit zu erhalten, was nach Vagusdurchschneidung nicht möglich ist, woraus hervorgeht, dass der



Fig. 37. Blutdruckcurve : × Reizung eines Vagus. o Ende der Reizung.

Ausfall der Hemmungsnerven des Herzens allein den Tod noch nicht herbeiführt. Die Hemmungsnerven degenerirten nach dieser Operation in ihrem ganzen peripheren Verlauf.

Das centrale Hemmungscentrum des Vagus ist hiernach in die Spitze des Calamus scriptorius der Med. obl. zu verlegen.

Das Vaguscentrum wird erstens durch einen vom Blute ausgehenden Reiz in Erregung versetzt. Das O-arme und ebenso das CO_2-reiche Blut rufen starke Erregungen der Nerv. vagi in ihrem Centrum hervor. Thiry hat beobachtet, dass bei einer Suspension der Athmung, welche eine Dyspnoe zur Folge hat, Verlangsamung und vorübergehender Stillstand der Herzschläge eintreten. Dies findet aber nicht statt, wenn die Nerv. vagi durchschnitten sind. Das Vaguscentrum verhält sich dem Gasgehalt des Blutes gegenüber ähnlich wie das Athemcentrum (s. 3. Cap. C.) und das vasomotorische Centrum (s. S. 108). Es unterscheidet sich aber wie letzteres vom Athemcentrum dadurch, dass seine Thätigkeit nicht durch O-Ueberschuss im Blute (Apnoe, s. 3. Cap. C.) aufgehoben wird. Daher ist es fraglich, ob das Vaguscentrum auch im Zustande der gewöhnlichen Athmung (Eupnoe) vom Blute aus in einen gewissen Grad von Erregung versetzt wird; doch ist es sehr wohl möglich, dass das Blut eine automatische Thätigkeit in diesem Centrum beständig anregt.

Die Vorgänge, welche bei der Athemsuspension stattfinden, compliciren sich durch die Einwirkung des dyspnoischen Blutes auf die

automatischen und reflectorischen Centren des verlängerten Markes. Um den Einfluss der Athembewegungen und anderer Bewegungen auszuschliessen, genügt es, die Thiere mit Curare zu lähmen. Man sieht dann bei einer Suspension der künstlichen Athmung entweder an dem blossgelegten Herzen oder noch besser an der Blutdruckcurve die Verlangsamung der Pulse bis zum vorübergehenden Stillstand eintreten. Eine weitere Fortsetzung der Athemsuspension führt zur Asphyxie und Erstickung, in der unter Lähmung der Centren in der Med. obl. die Herzpulse sich erst beschleunigen, dann langsam erlöschen. An der Blutdruckcurve bemerkt man aber noch eine starke Steigerung des Blutdrucks in Folge der allgemeinen Erregung des vasomotorischen Centrums (s. d. Cap. 2.). Nun hat, wie gleich unten erwähnt werden wird, die Steigerung des Blutdrucks an sich eine Pulsverlangsamung durch Reizung des Vaguscentrums zur Folge. Um diesen Einfluss auch auszuschalten, muss man das Rückenmark in der Halsgegend durchschneiden. Auch nach dieser Operation hat die Athemsuspension eine Pulsverlangsamung zur Folge, obgleich nun der Blutdruck nicht mehr steigen kann (Bernstein). Dieser Versuch ist zugleich ein Beweis dafür, dass das Blut direct erregend auf das Vaguscentrum, nicht von der Peripherie des Körpers durch Reflex auf die Nerv. vagi, einwirkt. Heidenhain hat den Thiry'schen Versuch benutzt, um die Lage des Hemmungscentrums in der Med. obl. genauer zu bestimmen und gefunden, dass dasselbe am Calamus scriptorius liegt, da nach Durchtrennung der Medulla oberhalb desselben die Athemsuspension noch auf das Herz einwirkt.

Die Erregung des Vaguscentrums ist zweitens auch vom Druck des strömenden Blutes abhängig. Es ist von mir gefunden worden, dass wenn man den arteriellen Blutdruck erhöht, eine Verlangsamung der Pulse eintritt. Die Erhöhung des Druckes geschieht am besten ohne anderweitige Störungen im Kreislauf dadurch, dass eine angemessene Quantität Blut in das Arteriensystem eingespritzt wird. Der Druck erhöht sich vorübergehend so lange, bis diese Quantität durch die Capillaren in das geräumige Venensystem übergeflossen ist. Die Verminderung der Pulse, welche man in diesem Zeitraum beobachtet, rührt von einer Reizung des Vaguscentrums her, da nach Durchschneidung beider Nerv. vagi dieselbe Druckerhöhung nicht von einer Pulsverlangsamung beantwortet wird. Die Herzaktion wird an sich nicht gestört, wenn die Druckerhöhung nicht eine übermässige ist, wobei eine Arhythmie der Herzschläge eintreten kann. Die Verlangsamung ist also nicht Folge einer directen Einwirkung des höheren Druckes auf das Herz. Es lässt sich ferner beweisen, dass das Ausbleiben der Pulsverlangsamung nach der Vagusdurchschneidung nicht davon herrührt, dass die Pulsfrequenz in diesem Falle vor der Einspritzung eine sehr hohe ist. Zu diesem Zwecke ersetzt man die natürliche Vaguserregung durch passende Reizung des Nerven, so dass die Pulsfrequenz eine normale wird und findet dann, dass die Einspritzung ebenfalls keine Aenderung der Pulszahl herbeiführt.

Den entgegengesetzten Einfluss auf das Vaguscentrum hat Verminderung des Blutdrucks, welche am besten durch kräftige Blutentziehung hervorgerufen wird. Sobald der Blutdruck erheblich zu sinken beginnt, sieht man eine Vermehrung der Pulse auftreten. Sind aber

bei einem Thiere die Vagi durchschnitten, so hat die gleiche Blutentziehung eine Steigerung der Pulszahl nicht zur Folge, selbst dann nicht, wenn die Vaguserregung durch künstliche Reizung unterhalten wird.

Aus diesen Beobachtungen lässt sich schliessen, dass das Vaguscentrum vermöge seines Verhaltens den Blutdruck regulirt. Sobald durch irgend welche Ursache im Kreislauf der Blutdruck eine Steigerung erfährt, verstärkt sich die Erregung der Vagi und hemmt die Herzbewegung, so dass der Blutdruck dadurch wieder der Norm genähert wird. Solche Steigerungen des Druckes können durch stürmische Herzaktion, durch vasomotorische Erregungen, Temperatureinflüsse herbeigeführt werden. Erniedrigungen des Blutdruckes hingegen, z. B. durch Herzschwäche, Blutverlust, Gefässerschlaffungen, vermindern die Thätigkeit der Nerv. vagi und verstärken somit die Wirkungen des Herzens auf den Blutdruck.

Bei einer ausgiebigen Blutentziehung sieht man Anfangs den Blutdruck nur wenig sinken, weil die Gefässe sich durch Erregung des vasomotorischen Centrums aktiv zusammenziehen. Auch dieser Vorgang ist eine wichtige Compensation zur Erhaltung des normalen Druckes (Goltz). Sobald diese aber nicht mehr ausreicht, und der Druck erheblich zu sinken beginnt, tritt die Regulirung von Seiten der Nerv. vagi ein.

Starke Verlangsamung der Herzschläge hat man pathologisch in Fällen von erhöhtem Druck in der Schädelhöhle (Hirndruck) bei Ansammlung von Cerebrospinalflüssigkeit oder Entwicklung von Geschwülsten beobachtet. Abgesehen von einer directen Reizung der Vaguscentren kann in diesen Fällen auch der erhöhte Capillardruck im verlängerten Mark Ursache dieser Erscheinung sein. Ferner tritt während der normalen Wehen jedesmal eine Pulsverlangsamung ein, die man auch auf die Erhöhung des Blutdrucks in Folge der Zusammenziehung des Uterus und der kräftigen Wirkung der Bauchpresse zurückführen kann (Fritzsch).

Dass die Erregung durch den Blutdruck in der Med. obl. eine rein mechanische sei, ist nicht sehr wahrscheinlich, vielmehr kann man sich vorstellen, dass die beständige mit der Ernährung durch das Blut verknüpfte automatische Erregung des Centrums mit dem herrschenden Blutdruck zu- und abnimmt.

Reflex auf den Herzvagus. — Die Herzvagi werden ferner reflectorisch in Thätigkeit versetzt. Ein heftiger Stoss gegen das Abdomen hat nicht selten Ohnmachten durch Herzschwäche, selbst Tod durch Herzstillstand zur Folge. Goltz hat durch den sog. Klopfversuch den Zusammenhang dieser Vorgänge erwiesen. Wenn man das Herz eines Frosches blossgelegt und mit einem Stabe mehrmals gegen das Abdomen klopft, so sieht man einen Herzstillstand in Diastole eintreten. Sind bei dem Thiere die Nerv. vagi durchschnitten, so hat das Klopfen diesen Erfolg nicht mehr, ebenso wenig, wenn das verlängerte Mark zerstört ist. Auch die mechanische Reizung des Magen- und Darmkanals hat dieselbe Wirkung, sowohl von der äusseren Fläche wie auch von der Schleimhaut aus. Die Nerven, welche den Reflex erzeugen, gehören dem Gebiet des Nerv. sympathicus an. Durch elektrische Reizung des Grenzstranges in der Bauchhöhle kann man unter denselben Erscheinungen wie durch Vagusreizung einen Herzstillstand hervorrufen (Bernstein). Die sym-

pathischen Nerven der Baucheingeweide, welche diesen Reflex bewirken, lassen sich auch an Säugethieren nachweisen; sie gehen in der Höhe der unteren Brustwirbel mit den Rami communicantes durch das Rückenmark zur Med. obl. Auch von anderen Körperstellen gehen solche Reflexfasern aus dem Sympathicus zum Vaguscentrum, denn auch bei Reizung des Halssympathicus an seinem Kopfende sieht man Pulsverlangsamung eintreten. Ferner enthält auch der Vagus einer Seite Reflexfasern für den Vagus der anderen Seite.

Es frägt sich nun, ob die sympathischen Reflexfasern während des Lebens beständig auf den Vagus einwirken oder nur zeitweise erregt werden. Um diese Fasern vom Vaguscentrum zu trennen, durchschnitt ich das Rückenmark in der Halsgegend und fand, dass die nachfolgende Vagusdurchschneidung kaum noch eine Pulsvermehrung herbeiführt. Es ist aber der hieraus gezogene Schluss, dass das Vaguscentrum nur reflectorisch erregt werde, desshalb nicht haltbar, weil nach Durchschneidung des Rückenmarkes der Tonus der Gefässe aufhört und der Blutdruck sehr erheblich sinkt (s. d. Cap. 2.). Das Sinken des Vagustonus nach Rückenmarksdurchschneidung kann also von dem niederen Blutdruck abhängen. Es bedarf daher weiterer Untersuchung, ob die sympathischen Fasern den Vagus beständig erregen oder ob dies nur gelegentlich geschieht. Ob durch Reizung anderer sensibler Nerven der Herzvagus reflectorisch erregt wird, ist nicht sicher festzustellen, da auch zugleich auf beschleunigende Herznerven und auf vasomotorische Nerven eingewirkt wird. Schmerz verursacht oft einen unregelmässigen Wechsel in der Frequenz der Pulse.

Psychische Erregungen desselben. — Unzweifelhaft kann der Herzvagus durch psychische Erregungen vom Gehirn aus gereizt werden. Plötzlicher Schreck verursacht bekanntlich vorübergehenden Stillstand des Herzens oder eine starke Verlangsamung mit einzelnen heftigen Pulsationen. Es existiren daher Bahnen, welche vom Grosshirn zum Vaguscentrum führen. Gewöhnlich ist dieser Vorgang mit einer Erregung des vasomotorischen Centrums verbunden, die sich durch Erblassen der Haut bemerkbar macht. Darauf folgen meist heftige und frequente Pulse. Die Pulsverlangsamungen, welche man an Thieren bei plötzlichen starken Sinneserregungen, Reizung der Riechnerven mit Ammoniak, bei starkem Licht-, starkem Schallreize, beobachtet hat, sind auf ähnliche Einflüsse durch den Vagus auf dem Wege durch das Grosshirn zurückzuführen.

Erregung durch Gifte. — Durch gewisse Gifte und Medicamente wird der Vagus im Centrum erregt, besonders durch das schon oben angeführte Digitalin.

Beschleunigungsnerven des Herzens. — Ausserdem empfängt das Herz auch beschleunigende Nerven vom Gehirn und Rückenmark. Nachdem Legallois angegeben hatte, dass bei Reizungen des Rückenmarkes Beschleunigung des Herzschlages eintrete, wurden genauere Versuche hierüber durch v. Bezold angestellt. An curaresirten Thieren wurden die beiden Nn. vagi durchschnitten, um deren Einfluss bei der Reizung auszuschliessen; an der Blutdruckcurve beobachtete er dann, dass die Reizung des verlängerten Markes, des Halsmarkes und des oberen Brustmarkes eine starke Vermehrung der Pulszahl erzeugte, während der Blutdruck zugleich in die

Höhe stieg. Diese Versuche waren aber desshalb nicht ganz einwandfrei, weil bei der Reizung auch die vasomotorischen Nerven des Markes miterregt wurden, deren Ursprung im Marke man damals noch nicht kannte. Die Blutdrucksteigerung in diesen Versuchen war daher nur eine Folge der allgemeinen Gefässcontraktion und letztere konnte wiederum die Herzthätigkeit beeinflussen. Aber auch am eben verbluteten Thiere hat v. Bezold durch Reizung der Med. obl. eine Pulsvermehrung noch hervorrufen können.

Von M. und E Cyon wurden die Nn. accelerantes des Herzens nachgewiesen. Sie treten aus dem Rückenmark durch 2—4 Rami communicantes zu dem letzten Hals- und dem ersten Brustganglion des Grenzstranges und von diesem zum Plexus cardiacus. Die isolirte Reizung dieser Nervenfäden ergiebt eine beträchtliche Beschleunigung der Herzpulse, ohne dass der Blutdruck sich steigert, weil unter vermehrter Frequenz die Pulse kleiner werden. Oft sinkt derselbe sogar.

Den Ursprung dieser Nerven haben wir in das Rückenmark und verlängerte Mark hinein zu verfolgen. Dies geht aus den Resultaten der v. Bezold'schen Versuche hervor. Hat man das Rückenmark unterhalb des zweiten Brustwirbels durchschnitten, so bringt die Reizung des verlängerten Markes keine merkliche Blutdrucksteigerung, wohl aber erhebliche Pulsbeschleunigung hervor. Man nimmt daher ein Centrum der Beschleunigungsnerven im verlängerten Marke an. Dasselbe ist aber, im Gegensatze zu dem des Herzvagus, einer beständigen tonischen Erregung nicht unterworfen; denn nach doppelseitiger Durchschneidung der Nn. accelerantes wird eine Verminderung der Pulszahl nicht beobachtet. Wir dürfen uns daher vorstellen, dass die Beschleunigungsnerven nur unter gewissen physiologischen Umständen in Aktion treten, und dies geschieht vermuthlich in Folge von psychischen Erregungen solcher Art, welche der Erfahrung gemäss mit Steigerung der Pulsfrequenz verbunden sind. Eine Verbindung dieser Nerven mit den Centren der Grosshirnrinde ist daher sehr wahrscheinlich.

Eine Eigenthümlichkeit dieser Herznerven besteht ferner darin, dass ihre Reizung eine lange Latenz und besonders lange Nachwirkung zeigt. Erregt man sie zugleich mit dem N. vagus in gleicher Stärke, so überwiegt zwar immer die hemmende Wirkung des letzteren, aber nach dem Ende der Reizung erscheint die zurückgehaltene Aktion der Nn. accelerantes als eine langdauernde Beschleunigung des Herzschlages (Baxt und Ludwig). Diese Aufspeicherung von erregender Kraft muss wohl in dem Gauglienapparat des Herzens zu Stande kommen.

Endlich hat man auch bewiesen, dass die Nn. accelerantes nicht etwa mit vasomotorischen Nerven des Herzens identisch sind; denn nach Unterbindung der Coronararterien gelingt es noch von ihnen aus die Pulse zu beschleunigen.

Die Ernährung und physiologische Reizung des Herzens. — Dass das Herz der Warmblüter der beständigen Ernährung durch das Blut bedarf, nächst dem Gehirn wohl am meisten unter allen Organen, geht aus bekannten Erfahrungen hervor. Das ausgeschnittene Herz dieser Thiere vermag nur kurze Zeit noch zu pulsiren. An dem isolirten Froschherzen hingegen vermag man noch lange Zeit Beob-

achtungen über den Einfluss verschiedener Ernährungsflüssigkeiten anzustellen, indem man dieselben hindurchleitet. Da dieses Herz keine eigentlichen Gefässe besitzt, sondern als Ersatz derselben nur eine grosse Menge von kleinen Hohlräumen, welche von den Trabekeln des Herzfleisches gebildet werden, so findet die Ernährung von dem durch das Herz strömenden Blute aus direct statt.

Wenn man aus dem Froschherzen alle Blutreste mit 0,6 %iger ClNa-Lösung ausspült und dieselbe eine Zeit lang hindurchleitet, so hören die spontanen Pulse allmählig auf und schliesslich schwindet auch die Reizbarkeit des Herzmuskels gegen directe Reize. Das Herz ist aber in diesem Zustande noch nicht ganz abgestorben, sondern beginnt bald wieder zu pulsiren, sobald man der durchfliessenden Kochsalzlösung etwas defibrinirtes Blut zusetzt (Kronecker). Ebenso kann auch schon ein Zusatz von Serum allein die Herzthätigkeit wieder wachrufen, ja sogar eine Lösung der Serumsalze vermag das Herz wieder zur Thätigkeit anzuregen, wenn die durchgeleitete Flüssigkeit eine schwach alkalische Reaktion besitzt. Indessen dauern die Pulse in dem letzteren Falle nicht lange an, und auch das Serum wirkt nicht in dem Grade belebend ein, wie eine Zumischung selbst geringer Mengen von defibrinirtem Blut.

Man darf aus diesen Erfahrungen wohl entnehmen, dass das Blut bei der Unterhaltung der Herzthätigkeit eine zweifache Rolle spielt. Es wirkt nicht nur als ernährende, sondern auch als erregende Flüssigkeit auf die reizbaren Elemente des Herzens ein.

Als ernährende Bestandtheile des Blutes haben wir unter den organischen Stoffen insbesondere das Serumeiweiss zu betrachten (Kronecker), während andere Eiweisskörper, wie Eiereiweiss, keineswegs dieselben Dienste leisten. Auch Peptone in kleinen Mengen heben die Kraft der Herzpulse beträchtlich (Gaule), während grössere Mengen Peptone bei Säugethieren, in das Blut eingespritzt, die Herzpulse schwächen. Dagegen sind die Lösungen der Kohlehydrate, Traubenzucker und Glycogen, ohne merkliche Einwirkung auf den Herzschlag. Die rothen Blutkörperchen führen der Herzsubstanz die nöthige Sauerstoffmenge zu, deren insbesondere der Herzmuskel zu seiner Arbeitsleistung bedarf. Der Alkaligehalt der Ernährungsflüssigkeit hat vornehmlich die Aufgabe, die durch die Muskelthätigkeit gebildete Säure zu neutralisiren.

Welche Bestandtheile des Blutes man nun als die erregenden anzusehen hat, lässt sich nicht mit Bestimmtheit folgern. Man hat die Blutsalze als solche betrachtet, da sie in alkalischer Lösung das ausgespülte, stillstehende Herz erregen können. Auch das phosphorsaure Kali, welches in der Fleischbrühe enthalten ist, wirkt stimulirend auf das Herz ein. Indessen, man muss wohl bedenken, dass die innere Reizung, welche die Automatie des Herzens hervorruft, ein complicirterer Vorgang ist, als eine künstliche chemische Reizung eines Nerven oder Muskels. Ueberhaupt darf man sich nicht vorstellen, dass das Blut direct als chemischer Reiz die Elemente des Herzens angreift, vielmehr ist es die aus dem Blute gebildete Parenchymflüssigkeit, welche mit den Gewebselementen in Verkehr tritt. Es ist daher sehr wohl möglich, dass alle ernährenden Stoffe des Blutes auch zugleich erregende sind, indem sie in den Molekularmechanismus der erregbaren Substanz eintreten.

Die nächstliegende Frage ist nun die, welche Elemente des Herzens unter normalen Bedingungen vom Blute aus in Erregung versetzt werden. Da man kein Beispiel dafür hat, dass Muskelfasern für sich ohne Beeinflussung von Seiten nervöser Elemente automatisch thätig sind, so muss man die intracardialen Centren auch zunächst für die Angriffspunkte halten, an welchen der Blutreiz die Erregungen auslöst. Diese Annahme ist zur Erklärung des normalen Rhythmus der Pulsationen durchaus erforderlich; denn würde sich die Reizung von Seiten des Blutes auch auf die Muskelfasern ausdehnen, so wäre nicht einzusehen, wie in solchem Falle die geordnete Aufeinanderfolge der einzelnen Phasen der Herzthätigkeit zu Stande kommen sollte, da ja alle Abschnitte des Herzens beständig einem gleichen Reize ausgesetzt sein würden. Ebensowenig kann die Anfüllung der Herzhöhlen mit Blut in der Diastole als Ursache der nachfolgenden Systole betrachtet werden, weil auch das blutleere Herz noch eine geraume Zeit normal pulsirt. Vielmehr gehen die automatischen Impulse, wie die Stannius'schen Versuche gezeigt haben, von den Ganglien des Hohlvenensinus und den angrenzenden Theilen der Vorhöfe aus, und daher ist es wohl sehr wahrscheinlich, dass diese Elemente des Herzens sich gegenüber dem Blutreiz am empfindlichsten verhalten und unter normalen Bedingungen die ausschliesslichen Angriffspunkte desselben bilden.

Nichtsdestoweniger ist beobachtet worden, dass auch der unterhalb der Atrioventriculargrenze abgetrennte Ventrikel des Froschherzens, in welchem sich keine Ganglienzellen vorfinden, rhythmische Pulsationen ausführt, wenn man einige Zeit verdünnte Blutflüssigkeit hindurchleitet (Merunowicz). Aber man darf daraus nicht schliessen, dass auch unter normalen Verhältnissen der Herzmuskel durch den Blutstrom gereizt würde. Dies lässt sich entscheiden, indem man am lebenden Thiere den Ventrikel in seiner oberen Hälfte ringförmig abklemmt und zerquetscht. Nach Aufhebung der Abklemmung bleibt der untere Theil des Ventrikels dauernd in Ruhe, obgleich er durch die Pulse der übrigen Herztheile beständig mit frischem Blute gespeist wird (Bernstein). Daraus geht hervor, dass die verdünnte Blutflüssigkeit als abnormer chemischer Reiz für das Herz zu betrachten ist, und in der That bleiben die Pulse aus, wenn man durch den abgetrennten Ventrikel reines defibrinirtes Blut hindurchleitet. Auch die verdünnte Blutflüssigkeit wirkt nur dann erregend, wenn der Druck den normalen Werth übertrifft (Lucowicz, Bernstein).

In neuerer Zeit ist die Annahme einer automatischen Erregung des Herzmuskels von Krehl und Romberg vertheidigt worden, weil nach den Untersuchungen von His das embryonale Herz schon pulsirt, bevor es Nerven enthält. Die Ganglien des Herzens und seiner Nerven wandern nämlich bei der Entwicklung aus dem Grenzstrang des N. sympath. in die Herzmuskulatur ein. Dies kann aber keineswegs als Beweis dafür angesehen werden, dass die automatische Erregung des entwickelten Herzens nicht von den Ganglien beherrscht wird. Das embryonale nervenlose Herz ist eben ein Organ von ganz anderer Beschaffenheit als das fertig entwickelte. Es ist den nervenlosen Herzen niederer wirbelloser Thiere vergleichbar, welche auch rhythmisch und automatisch pulsiren. Bei der ontogenetischen Entwicklung finden aber unzweifelhaft ebenso gewaltige Aenderungen in den physiologischen

Eigenschaften der Gewebe statt, wie sie im Laufe der phylogenetischen Entwicklung in der Thierreihe vor sich gegangen sind. Die Versuche von Krehl und Romberg, in denen sie nach Abklemmung des Kaninchenherzens in der Atrioventricularfurche die Fortdauer der Pulsationen beobachtet haben, erscheinen mir nicht zuverlässig genug, da kleine stehen gebliebene Brücken bei einem so grossen Organe sich leicht der Wahrnehmung entziehen können.

Als einen physiologischen Reiz, dem das Herz beständig unterworfen ist, hat man auch die Wärme anzusehen. Das Froschherz, welches wir in weiten Grenzen erwärmen und abkühlen können, zeigt sehr deutlich eine mit zu- und abnehmender Temperatur steigende und sinkende Frequenz der Pulse. Im Winter haben die Thiere einen langsameren, im Sommer einen schnelleren Pulsschlag. Durch Messung an einem kleinen Manometer, das mit dem Herzen verbunden wird, lässt sich wahrnehmen, dass mit der Erwärmung die Pulse zugleich schneller und kleiner werden, während sie in der Kälte langsamer und umfangreicher sind (E. Cyon). Aehnlich dürfte es sich bei dem Herzen der Säugethiere und des Menschen verhalten, innerhalb der Temperaturschwankungen des Körpers, die bei diesen vorkommen. Der schnellere Puls im Fieberzustande ist wesentlich auf die höhere Temperatur des Blutes zurückzuführen. Der langsame Puls der Thiere im Winterschlaf ist eine Folge der einwirkenden Kälte.

2. Das Nervensystem der Blutgefässe.

Die Blutgefässe sind mit zahlreichen glatten Muskelfasern versehen, welche in circulärer Richtung angeordnet sind. Namentlich sind diese Muskelfasern in den kleinen Arterien stark entwickelt und können durch ihre Zusammenziehung das Lumen derselben erheblich verengen. Es ist klar, dass die Contraktion und Erschlaffung dieser Fasern einen grossen Einfluss auf den Vorgang der Blutcirculation haben müssen. Findet im ganzen Gefässsystem oder in einem grossen Theile desselben eine starke Verengerung der kleinen Arterien statt, so muss dadurch dem Blutstrom ein grosser Widerstand entgegengesetzt werden und es wird daher bei gleichbleibender Herzaktion ein Steigen des Druckes im Arteriensystem eintreten müssen; dabei füllt sich das Herz stark mit Blut an. Findet nur eine partielle Verengerung der Gefässe in einem einzelnen Organe statt, so wird nur dieses mit einer geringeren Blutmenge versorgt, ohne dass der arterielle Blutdruck sich wesentlich ändert. Tritt dagegen eine allgemeine Erschlaffung der kleinen Arterien im ganzen Körper ein, so sinkt der arterielle Blutdruck beträchtlich ab, das Blut staut sich in den kleinen Gefässen und Capillaren, und das Herz wird blutarm. Wenn aber nur in einem einzelnen Organ die Blutgefässe sich erweitern, so strömt diesem eine reichlichere Menge von Blut zu, ohne dass der allgemeine Blutstrom an Druck und Schnelligkeit einbüsst.

Solche Vorgänge finden im Gefässsystem unter physiologischen und pathologischen Zuständen des Körpers vielfach statt und sind für das Verhalten desselben und seiner Organe von grosser Bedeutung.

Vasomotorische Nerven. — Die Gefässe befinden sich im

Ganzen in einem beständigen Zustande der Contraktion, welchen man mit dem Namen Tonus bezeichnet. Dieser Gefässtonus wird durch den Einfluss von Nerven, die man im Allgemeinen die vasomotorischen Nerven genannt hat, in wechselnder Stärke unterhalten.

Die vasomotorischen Nerven liegen vornehmlich im Gebiete des N. sympathicus. Claude Bernard hat ihre Funktion zuerst im Gebiete des Halssympathicus nachgewiesen. Wenn man bei Thieren den N. sympath. am Halse durchtrennt, so tritt eine starke Erweiterung in den Gefässen der entsprechenden Kopfhälfte ein. Dies zeigt sich in einer stärkeren Röthung der Haut und lässt sich besonders gut an den Gefässen der Ohrmuschel beim Kaninchen beobachten. In Folge der Gefässerweiterung nimmt auch die Temperatur der Haut zu, um so mehr, je kälter die Temperatur der umgebenden Luft ist. Senkt man ein Thermometer in den Gehörgang des Thieres ein, so kann man unter Umständen Unterschiede von 3—6° C. zwischen der operirten und gesunden Seite constatiren. Die Erhöhung der Temperatur an den der Abkühlung leicht ausgesetzten Körpertheilen ist daher ein gutes Kennzeichen für die Erweiterung der Blutgefässe.

Die Reizung des durchschnittenen Halssympathicus an seinem Kopfende hat eine kräftige Zusammenziehung der Kopfgefässe zur Folge. Die mittlere Ohrarterie verengt sich bei starker Reizung bis zum Verschwinden, das Ohr wird blass und die am Ohrrande verlaufenden Venen entleeren sich. Die Zusammenziehung der Gefässe tritt allmählig ein und überdauert die Reizung geraume Zeit nach Art der Contraktion glatter Muskelfasern, dann füllen sich allmählig die Gefässe gewöhnlich stärker mit Blut an, als es vor der Reizung der Fall gewesen ist, so dass eine starke Röthung des Ohres eintritt.

Ebenso werden auch alle anderen Körpertheile mit vasomotorischen Nerven versorgt, deren Durchschneidung eine Erweiterung, deren Reizung eine Verengerung der Gefässe erzeugt. Man nennt alle diese Nerven daher auch zweckmässig die vasoconstrictorischen im Gegensatze zu den vasodilatatorischen, welche die entgegengesetzte Funktion haben.

In den Stämmen der Extremitätennerven lassen sich die vasoconstrictorischen Nerven leicht nachweisen. Durchschneidet man bei einem Thiere den N. ischiadicus, so dehnen sich die Gefässe der Extremität aus, und ein zwischen die Zehen eingelegtes Thermometer zeigt eine deutliche Temperaturerhöhung an, die meistens schon durch das Gefühl wahrgenommen werden kann. Eine Reizung des durchschnittenen Nerven am peripheren Stumpfe hat aber dadurch complicirtere Folgen, dass zugleich Tetanus der Muskeln eintritt. Wenn man jedoch diesen durch Curarelähmung des Thieres verhütet, so bemerkt man, dass die erste Folge der Reizung auch in diesem Falle eine Zusammenziehung der Gefässe und ein Sinken der Temperatur ist. Indess ist zu bemerken, dass in den cerebrospinalen Nerven auch vasodilatatorische Nervenfasern enthalten sind, und dass durch deren Mitreizung mannigfache Abänderungen im Verhalten der Gefässe eintreten, worauf wir weiter unten zurückkommen werden. Im Gebiete des N. sympathicus hingegen sind bisher fast ausschliesslich Vasoconstrictoren vorgefunden worden.

Vasomotorisches Centrum. — Da die Durchschneidung der Gefässnerven in allen Körpertheilen eine Erschlaffung der Blutgefässe

zur Folge hat, so geht daraus hervor, dass sie sämmtlich von einem Nervencentrum aus in tonische Erregung versetzt werden, welche den Gefässtonus unterhält. Dieses Centrum hat man Anfangs in den Ganglien des Grenzstranges vermuthet. In der That hat auch Exstirpation dieser Ganglien beträchtliche Gefässerschlaffungen in entsprechenden Körpertheilen zur Folge (s. unten), da alle vasoconstrictorischen Nerven durch die Ganglienkette des Grenzstranges hindurchtreten, aber es folgt daraus nicht, dass sie in diesen ein physiologisches Centrum haben. Vielmehr ist von Budge und Schiff beobachtet worden, dass die Erweiterung der Kopfgefässe auch nach Durchschneidung des Halsrückenmarkes an einer Seite eintritt, und dass die Reizung desselben eine Zusammenziehung der Gefässe bewirkt.

Schliesslich haben Ludwig und Thiry den Beweis geliefert, dass alle vasomotorischen Nerven des Körpers ein Centrum in dem verlängerten Marke besitzen; dieses hat man daher das vasomotorische Centrum genannt. Wenn man nämlich an einem Thiere das verlängerte Mark an seinem unteren Ende unter möglichst geringem Blutverlust durchschneidet, so sinkt der in den Arterien gemessene Blutdruck in Folge einer allgemeinen Erschlaffung aller Blutgefässe des Körpers, ausserordentlich herab, bis auf die Hälfte oder ein Drittel seines normalen Werthes. Dies geschieht aber nicht, wenn wir das verlängerte Mark an seiner oberen Grenze durchtrennen; der Blutdruck bleibt hiernach auf seiner normalen Höhe. Nun vermag man ferner nach Abtrennung des verlängerten Markes vom Rückenmark den Blutdruck wieder zu steigern, wenn man das letztere mit elektrischen Strömen reizt. Es ist nothwendig bei diesem Versuche den Tetanus der Körpermuskeln zu vermeiden, indem man die Thiere mit Curare lähmt und künstliche Respiration einleitet. Starke Reizung kann den Blutdruck bedeutend erhöhen, und man sieht zugleich in verschiedenen Gefässbezirken eine deutliche Zusammenziehung erfolgen. Solche Versuche hatte v. Bezold schon angestellt und in ihnen die Erhöhung des Blutdrucks beobachtet, aber er glaubte, dass diese durch die vermehrte Frequenz des Herzschlages vermittels der Beschleunigungsnerven des Herzens herbeigeführt würde. Um nun jede directe Einwirkung auf das Herz auszuschliessen, haben Ludwig und Thiry alle zum Herzen gehenden Nerven durchschnitten, den N. vagus und die Nn. accelerantes. Auch in diesem Falle bleibt das Resultat der Versuche dasselbe.

Verlauf der vasomotorischen Nerven. — Die Lage des vasomotorischen Centrums lässt sich nach Versuchen von Ludwig und Dittmar genauer bestimmen. Es nimmt eine ziemliche Ausdehnung auf dem Boden des vierten Ventrikels ein, zu beiden Seiten der Mittellinie befindlich, in Form eines schmalen und langen Streifens. Von diesem aus ziehen die vasomotorischen Nervenfasern in den Seitensträngen des Rückenmarkes abwärts, ohne dass eine Kreuzung derselben vor sich geht. Die Durchschneidung der Seitenstränge auf einer Seite verursacht daher eine Gefässerschlaffung auf derselben Seite. Der weitere Verlauf der vasomotorischen Nerven ist nun folgender. Sie treten mit den vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven allmählig aus, bleiben aber nicht in diesen, sondern gehen durch Rami communicantes in den Grenzstrang des N. sympathicus über, und nachdem sie in demselben eine kürzere oder längere Strecke nach oben oder nach

unten hin zurückgelegt haben, ziehen sie entweder mit den Nerven des Sympathicus zu den Gefässen oder sie mischen sich durch andere Rami communicantes den Rückenmarks- und Gehirnnerven bei. Welche Bedeutung der Durchtritt durch die Ganglienkette des Grenzstranges hat, ist nicht bekannt.

Grössere sympathische Aeste, welche eine grosse Zahl vasomotorischer Fasern enthalten, sind ausser den schon genannten Aesten der Halssympathicus, insbesondere der N. splanchnicus major und minor. Eine Durchschneidung der beiden Nn. splanchn. maj. erzeugt eine allgemeine Gefässerschlaffung in den Abdominalorganen. Im Mesenterium und Darm sieht man die Gefässe stark erweitert. v. Bezold beobachtete, dass hiernach der arterielle Blutdruck bedeutend herabsinkt, da sich eine grosse Blutmasse in den erschlafften Gefässen der Bauchhöhle ansammelt. Durch Reizung der Nn. splanchn. kann man den Blutdruck wieder zur Norm und darüber hinaus erhöhen.

Der Verlauf der Gefässnerven für die oberen Extremitäten ist folgender. Dieselben treten nicht mit den Wurzeln des Plexus cervicalis aus, denn wenn man diese durchtrennt, so folgt keine merkliche Gefässerweiterung, vielmehr steigen sie im Rückenmark weiter herab bis zum vierten bis sechsten Brustwirbel, hier treten sie durch Ram. communicant. in den Grenzstrang ein, um in diesem nach oben hin zu verlaufen, und durch Ram. comm. aus dem ersten Brust- und letzten Halsganglion sich den Aesten des Plex. cervical. beizumischen. Nach Beobachtungen von E. Cyon bringt daher eine Exstirpation der oberen Brustganglien des Grenzstranges eine durch Temperaturerhöhung wahrnehmbare starke Gefässerweiterung der oberen Extremität hervor.

Die vasomotorischen Nerven der unteren Extremität verlassen der Mehrzahl nach an einer höheren Stelle das Rückenmark als die Wurzeln ihrer Nervenstämme. Bernard fand, dass die Durchtrennung der Wurzeln des Plexus sacralis und ischiad. keine sehr merkliche Temperaturzunahme in der unteren Extremität bewirkt, wohl aber stellt sich eine solche nach Durchschneidungen des Grenzstranges in der Gegend der Lendenwirbel ein. Die hier ausgetretenen vasomotorischen Nerven ziehen demnach durch den Grenzstrang nach abwärts, um durch Ram. communicant. in die Aeste des Plex. sacral. und ischiad. einzutreten.

Erregung des vasomotorischen Centrums. — Das vasomotorische Centrum ist seiner Natur nach ein automatisches, da es ohne Zuleitung von äusseren Reizen beständig thätig ist. Eine Lähmung dieses Centrums hat eine gefährliche Störung des ganzen Blutumlaufes zur Folge, weil das Blut sich in der erweiterten Gefässbahn anstaut, das Herz nicht die nöthige Blutmenge zurückempfängt und daher leer pumpt. Es ist desshalb von grosser Wichtigkeit zu erfahren, unter welchen Bedingungen die inneren Reize in diesem Centrum zu Stande kommen. Von Thiry ist die wichtige Wahrnehmung gemacht worden, dass auch dieses Centrum wie dasjenige der Athmung, des Herzvagus und andere motorische Centren des verlängerten Markes vom Blute aus in Erregung versetzt werden kann, sobald das Blut an Sauerstoff verarmt oder an Kohlensäure reicher wird. Dies geschieht im Zustande der Athemnoth und Erstickung. Man beobachtet alsdann bei Thieren eine allgemeine Zusammenziehung

der Gefässe, welche sich durch ein bedeutendes Steigen des arteriellen Blutdrucks an dem Manometer eines Kymographen zu erkennen giebt. Die Beobachtung gestaltet sich rein, wenn man die Thiere mit Curare lähmt, die beiden Nerv. vagi durchschneidet, um jede Einwirkung der Krämpfe und ebenso die von Seiten des Herzens auszuschliessen. Alsdann bringt jede Suspension der künstlichen Athmung ein Steigen des Blutdrucks hervor. Ist jedoch bei den Thieren das verlängerte Mark vom Rückenmark abgetrennt, so bleibt bei der Erstickung die Blutdrucksteigerung gänzlich aus.

Nicht nur das sauerstoffarme, sondern auch das kohlensäurereiche Blut übt einen starken Reiz auf das vasomotorische Centrum aus. Wenn man ein Gasgemenge von $^2/_3$ O und $^1/_3$ CO_2 athmen lässt, tritt dieselbe Wirkung ein. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass auch das Blut von normaler Beschaffenheit beständig Reize erzeugt, welche die Automatie des Gefässcentrums unterhalten.

Reflectorische Erregung der Gefässe. — Die vasomotorischen Nerven können vermittelst ihres Centrums reflectorisch in stärkere Erregung versetzt werden. Dies geschieht bei der Reizung eines sensibeln Nervenstammes, z. B. des Nerv. ischiad. an seinem centralen Stumpfe. Dabei beobachtet man eine starke Erhöhung des arteriellen Blutdruckes. Alle solche Wirkungen nennt man pressorische. Dieselben werden durch schmerzhafte Reizungen von Nervenstämmen herbeigeführt, auch durch Reizung des Nerv. vagus an seinem centralen Stumpfe. Ist das verlängerte Mark zerstört, so hat die sensible Reizung diesen Erfolg nicht mehr. Eine Einwirkung der Reizung auf das Herz kann man durch Trennung aller Herznerven ausschliessen (Lovén).

Gefässcentra im Rückenmark. — Es fragt sich, ob die vasomotorischen Nerven in ihrem Verlaufe durch das Rückenmark nochmals mit Centren in demselben in Verbindung stehen. Für gewöhnlich lassen sie sich weder reflectorisch reizen, noch durch das Erstickungsblut, wenn das verlängerte Mark abgetrennt ist. Aber es ist beobachtet worden, dass wenn die Reizbarkeit des Rückenmarkes durch Strychnin erhöht worden ist, in beiden Fällen eine Zusammenziehung der Gefässe an der Blutdrucksteigerung bemerkbar wird.

Es scheinen also diese Nerven im Rückenmark doch noch mit Centren versehen zu sein, welche in der Norm nur eine geringe Erregbarkeit besitzen, so dass weder der sensible Reiz noch der des Blutes sie beeinflusst, welche aber unter dem Einfluss des Strychnius in Mitleidenschaft gerathen. Bei einer stärkeren Strychninvergiftung tritt mit dem Ausbruch der Krämpfe auch eine starke Erregung aller Vasomotoren ein, so dass der Blutdruck enorm in die Höhe steigt (S. Mayer); dies geschieht auch bei Ausschluss aller Krämpfe durch Curarelähmung.

Auch Goltz hat gefunden, dass das Rückenmark selbstständig auf die Gefässe einwirken kann. Hat man dasselbe am letzten Brustwirbel durchschnitten, so erhöht sich zunächst durch Gefässerweiterung die Temperatur in den unteren Extremitäten. Wenn aber nach einigen Tagen eine Abkühlung derselben erfolgt ist, so kann man eine nochmalige Temperaturerhöhung durch die Zerstörung des Lendenmarkes herbeiführen. Es gehen demnach auch vom Rückenmark tonische Erregungen der Gefässnerven aus, welche jedoch in der Norm schwach

zu sein scheinen und sich vielleicht nach der Abtrennung des Markes verstärken. Jedenfalls besitzen die vasomotorischen Centren des Rückenmarkes gegenüber dem im verlängerten Mark befindlichen Hauptcentrum nur eine untergeordnete Bedeutung.

Periphere Gefässcentra. — Die Gefässe können auch durch periphere Reize in Thätigkeit versetzt werden. Der Tonus der Gefässe ist ganz besonders abhängig von der Einwirkung der Temperatur. An unseren Hautgefässen beobachten wir, dass die Kälte eine Zusammenziehung derselben hervorbringt und dass die Haut dadurch blass wird. Hingegen ruft die Einwirkung der Wärme eine Erschlaffung der Gefässe hervor, erzeugt Röthung und stärkeren Blutzufluss. Seit Alters her bedient man sich in der Therapie dieser Mittel, um den Blutzufluss zu den Organen zu beschränken oder ihn zu erhöhen. Im unverletzten Körper ist der Einfluss der Wärme und Kälte auf die Gefässe nicht nur ein lokaler, sondern auch ein reflectorischer. Nach der Durchschneidung aller Nerven bleibt eine rein lokale, directe Einwirkung der Temperatur noch bestehen. Wenn man durch die amputirte Extremität eines Thieres Blut unter constantem Druck hindurchleitet, so sieht man, dass das Blut in der Kälte langsam, in der Wärme schnell hindurchströmt, was vornehmlich durch Verengerung und Erschlaffung der Gefässe bedingt ist (Bernstein).

Auch andere als Temperaturreize mögen peripher auf die Gefässe einwirken, vielleicht Reize chemischer Natur, welche vom Blute erzeugt werden. Doch sind solche nicht mit Sicherheit nachgewiesen.

Goltz giebt an, dass wenn alle Nerven einer Extremität durchschnitten sind, die Temperaturerhöhung derselben nicht dauernd bleibt, sondern nach mehreren Tagen einer Abkühlung weicht, indem die Gefässe sich vermöge eines peripheren Tonus zusammenziehen. Ob dieser Tonus nun durch eine directe Erregung der Gefässmuskeln oder durch periphere Centren, etwaige Ganglien der Gefässe oder ihrer Nerven, hervorgebracht wird, lässt sich nicht entscheiden. Goltz glaubt annehmen zu dürfen, dass es periphere Gefässcentren giebt, welche den intracardialen Centren analog sein würden.

Vasodilatatorische Nerven. — Eine neue Auffassung hat die Lehre vom Gefässtonus durch den Nachweis der vasodilatatorischen Nerven gewonnen.

Gefässerweiternde Nervenfasern sind zuerst von Claude Bernard in der Chorda tympani für die Gefässe der Glandula submaxillaris entdeckt worden. Er fand, dass bei der Reizung dieses Nerven nicht nur der Speichel aus dem Ausführungsgang reichlich abfliesst (s. 4. Cap. 1.), sondern dass auch das Blut mit grösserer Schnelligkeit durch die Drüse hindurchströmt. In der Ruhe tropft das Blut venös gefärbt aus der Drüsenvene ab, bei der Reizung röthet sich die Drüse und das Blut tritt in einem Strahl hellroth gefärbt aus der Vene aus, da es in der kürzeren Zeit seines Aufenthalts in den Gefässen weniger von seinem Sauerstoff verliert als vorher. Hingegen empfängt die Drüse auch von den Zweigen des Halssympathicus vasoconstrictorische Nerven, so dass auf Reizung desselben der Blutstrom sich in der Drüse verlangsamt und das aus der Vene ausströmende Blut dunkler wird.

Nun könnte man sich vorstellen, dass die Funktion der Vasodilatatoren in der Chorda sich darauf beschränke, die Thätigkeit der

Vasoconstrictoren im Sympathicus zu hemmen. Indess hat Bernard schon festgestellt, dass sie mehr als dies leisten; denn wenn man den Halssympathicus durchschnitten und somit den centralen Tonus der Gefässe aufgehoben hat, so kann man durch Reizung der Chorda noch eine beträchtliche Gefässerweiterung bewirken. Diese Thatsache lässt sich in zweierlei Weise deuten. Entweder werden die Gefässe durch Längsmuskelfasern erweitert, welche von den Vasodilatatoren innervirt werden, oder es besteht ein peripherer Gefässtonus, welcher durch die Vasodilatatoren aufgehoben wird. In dem ersteren Falle müssten die longitudinalen Muskelfasern so angeordnet sein, dass sie zusammenhängende röhrenförmige Schichten bilden, um bei ihrer Verkürzung das Gefässrohr auch erweitern zu können. Solche Anordnung ist aber nicht nachgewiesen, vielmehr finden sich nur zerstreut liegende longitudinale Muskelfasern in den Gefässwänden vor. Man neigt sich daher mehr der Ansicht zu, dass ein peripherer Gefässtonus existirt, ja man hat sogar, wie oben auseinandergesetzt ist, angenommen, dass derselbe durch periphere Centren unterhalten wird.

Es ist nun ferner von Goltz nachgewiesen worden, dass vasodilatatorische Nerven im ganzen Gefässsystem allgemein verbreitet sind. Ihre Erkennung macht desshalb Schwierigkeiten, weil sie fast immer von Vasoconstrictoren begleitet sind. Man kann sie aber z. B. im Nerv. ischiad. unter günstigen Bedingungen in Aktion setzen. Es geschieht dies nach Versuchen von Goltz z. B., wenn man den Nerven durchschnitten hat und ihn nach 5—6 Tagen, wenn er sich in der Degeneration (s. 10. Cap. 3.) befindet, am peripheren Stumpfe reizt. Es hat dann die Erweiterung der Gefässe schon wieder einer Zusammenziehung Platz gemacht, und daher sieht man bei der Reizung eine starke Erweiterung eintreten. Andere haben gemeint, dass zu dieser Zeit die Vasoconstrictoren schon degenerirt seien, dass dagegen die Dilatatoren erst später unerregbar würden (Kendall und Luchsinger, Ostroumoff, Putzeys und Tarchanoff).

Gleichwohl gelingt es auch sehr gut, an dem eben durchschnittenen Nerven die Funktion der Dilatatoren zu beobachten. Es kommt hierbei ganz auf den Zustand an, in welchem sich die vom Nerven abhängigen Gefässe befinden. Sind sie erschlafft, wie es längere Zeit nach der Nervendurchschneidung der Fall ist, so überwiegt bei der Reizung des Nerven immer die Wirkung der Constrictoren; sind sie aber tonisch zusammengezogen, so kommt bei der Nervenreizung die Wirkung der Dilatatoren deutlich zum Vorschein. Das Letztere kann man schnell erreichen, indem man die Extremität des Thieres in ein kaltes Bad eintaucht. Alsdann steigt durch die Nervenreizung ein zwischen die Zehen eingelegtes Thermometer oft um 10—20° C. (Bernstein, Lépine). Damit die Muskelcontraktion nicht die Temperatur erhöhe oder den Blutstrom beschleunige, muss auch in diesen Versuchen eine Curarelähmung des Thieres stattfinden. Schliesslich kann man auch an der amputirten Extremität eines eben getödteten curarisirten Thieres die Thätigkeit der Vasodilatatoren demonstriren, indem man unter constantem Druck einen Blutstrom hindurchleitet. Das auf gewöhnliche Zimmertemperatur abgekühlte Blut verursacht einen kräftigen Gefässtonus, welcher bei der Nervenreizung einer Erschlaffung weicht, so dass nunmehr das Blut mit vermehrter Geschwindigkeit durch die Extremität hindurchfliesst.

Die Vasodilatatoren sind ihrer Funktion nach von Goltz als Hemmungsnerven aufgefasst worden. In der That lässt sich von diesem Standpunkte aus die Reihe der bekannten Erscheinungen in diesem Gebiete am leichtesten erklären. Analog dem Einfluss des Nerv. vagus auf das Herz erzeugen sie nach dieser Theorie eine Hemmung sowohl des peripheren Tonus, der vielleicht durch periphere Centren unterhalten wird, welche man „intravasculäre" nennen könnte, als auch des durch die Vasoconstrictoren hervorgebrachten Tonus. Consequenter Weise muss man dann auch folgern, dass diese Nerven nicht mit den Muskelfasern der Gefässe in directer Verbindung stehen, sondern mit den intravasculären Centren, in denen sie vermöge gewisser Endapparate den Erregungsprocess hemmen. Denn bisher ist es wenigstens nicht nachgewiesen, dass es motorische Nerven gäbe, deren Reizung eine Verlängerung der Muskelfaser hervorruft*).

v. Frey hat beobachtet, dass, wenn man die Chorda und den Halssympathicus zu gleicher Zeit reizt, während der Reizung eine Verengerung eintritt, dass aber hinterher eine starke und lange andauernde Erschlaffung der Gefässe folgt, die nicht aus einer Ermüdung der Muskelfasern erklärt werden kann. Es kommt also hierbei die Erregung der Vasodilatatoren in der Chorda noch nachträglich zur Geltung. Aehnlich geschieht es wohl bei der Reizung gemischter Nervenstämme, so dass auf die Verengerung der Gefässe meist eine nachhaltige Erweiterung derselben folgt. Eine Ermüdung der Gefässmuskeln ist in diesen Fällen desshalb nicht wahrscheinlich, weil wir sehen, dass sie unter dem Einfluss der Kälte ausserordentlich lange im Zustande heftiger Contraktion verharren können.

Centrum der Vasodilatatoren. — Die Vasodilatatoren befinden sich während des Lebens nicht in beständigem Erregungszustande. Die Durchschneidung der Chorda hat keine Gefässverengerung in der Drüse zur Folge. Ebenso mögen sich wohl die gleichen Nerven in allen Gefässgebieten verhalten. Daraus erklärt es sich leicht, dass die Durchschneidung der Nerven unmittelbar immer nur von Gefässerweiterung begleitet ist. Wir müssen annehmen, dass die Vasodilatatoren ebenfalls ein Centrum im Gehirn und Rückenmark besitzen, dass dieses aber nicht automatischer Natur sei.

Verbreitung derselben. — Ausser der Chorda tymp. giebt es noch einzelne Nerven, deren Erregung Gefässerweiterungen bewirken. Die Reizung des Nervus lingualis erzeugt nach Vulpian starke Röthung der Zungenschleimhaut. Ferner ist gesehen worden, dass die Reizung motorischer Nerven in den Muskeln den Blutstrom beschleunigt (Ludwig und Sadler). Man hat dies zunächst für eine rein mechanische Wirkung der Contraktion gehalten. Jedoch hat Gaskell am M. mylohyoideus des Frosches auch bei Curarelähmung eine Erweiterung der Gefässe während der Nervenreizung gesehen. Hiernach scheint es, dass die Muskeln mit Gefässerweiterern reichlich ausgestattet sind.

Endlich gehört die Erection der Corpora cavernosa des Penis in das Gebiet der Gefässerweiterungen. Denn bei diesem Vorgange füllen

---

*) Pawlow will gefunden haben, dass beim Schliessmuskel der Muscheln auf Reizung des zugehörigen Nerven Erschlaffung eintrete.

Der ausgeschnittene Schliessmuskel besitzt, wie ich gefunden habe, einen kräftigen Tonus, der langsam weicht. Vermuthlich wird dieser durch centrale Elemente im Muskel erzeugt.

sich die Gefässe derselben strotzend mit Blut an. Eckhard hat entdeckt, dass die Nerv. erigentes, welche vom I. und II. Aste des Plexus sacralis zum Plexus hypogastricus treten, eine Erection hervorrufen, sobald sie gereizt werden. Diese Nerven sind als Gefässerweiterer zu betrachten, da ihre Reizung die Arterien des Penis stark erweitert (Lovén). Die Gefässverengerer des Gliedes verlaufen dagegen im Nerv. pudendus communis.

Funktion derselben. — Während des Lebens ist, wie wir annehmen dürfen, die Erregung der Vasoconstrictoren und -Dilatatoren in demselben Gefässgebiet nie eine gleichzeitige, vielmehr je nach den physiologischen Zuständen daselbst eine abwechselnde. Vieles spricht nach den bisher bekannten Thatsachen dafür, dass die Vasodilatatoren die Aufgabe haben, den einzelnen Organen im Zustande der Thätigkeit vermöge der Gefässerweiterung eine entsprechend grössere Blutmenge zuzuführen. In allen Drüsen des Körpers tritt während der Secretion eine Gefässerweiterung ein (s. 4. Cap. 1.), wodurch eine grössere Menge von Material zur Absonderung herbeigeschafft wird. Die Muskeln bedürfen während der Arbeitsleistung einer grösseren Blutmenge zur Ernährung, um den stärkeren Verbrauch an Sauerstoff zu decken und um die erzeugte CO_2 nebst andern Producten des Stoffwechsels zu entfernen. Wahrscheinlich verhalten sich die Gefässe in anderen Organen während der Thätigkeit ebenso, namentlich im Gehirn, dessen Gefässe sich im Wachen und in der Erregung stärker mit Blut füllen als im Schlafe und in der Ruhe.

Reflectorische Gefässerschlaffungen. — Man hat beobachtet, dass auch auf reflectorischem Wege Erschlaffungen der Gefässe herbeigeführt werden können. Dies geschieht nach Versuchen von Lovén durch Reizung einzelner Hautnerven und zwar nur lokal in den diesen Nerven angehörigen und benachbarten Gefässgebieten, so z. B. bei der Reizung des Nerv. saphenus major in der Haut des Unterschenkels, bei der Reizung des Nerv. auricularis magnus in den Gefässen der Ohrmuschel. Darauf ist es wohl zum Theil zurückzuführen, dass Reizungen der Haut, wie Reiben u. s. w. eine Gefässerweiterung erzeugen, die sich durch stärkere Röthung kund giebt. Freilich ist hiermit immer eine directe Einwirkung auf die Wandungen der kleinen Gefässe und Capillaren verbunden, deren Folge auch in einer Erschlaffung bestehen könnte.

Es ist ferner von Ludwig und Cyon ein sensibler Herznerv gefunden worden, dessen Reizung auf reflectorischem Wege eine allgemeine Erschlaffung in dem Gefässsystem verursacht. Derselbe ist der Nerv. depressor genannt worden, da bei seiner Reizung der Blutdruck erheblich herabgesetzt wird. Dieser Nerv lässt sich bei einigen Thieren isoliren. Er entspringt z. B. beim Kaninchen aus dem Nerv. vagus am Ursprunge des Nerv. laryngeus superior oder auch aus diesem, gesellt sich dann zum Halssympathicus und zieht mit dessen Herzästen zum Plexus cardiacus. Dass er kein accelerirender oder hemmender Nerv des Herzens ist, geht daraus hervor, dass die Reizung seines peripheren Stumpfes gar keine Aenderung der Herzbewegung zur Folge hat. Wenn man aber seinen centralen Stumpf erregt, so sieht man den arteriellen Blutdruck oft um die Hälfte seines Werthes absinken. Man kann sich

davon überzeugen, dass eine reflectorische Einwirkung auf das Herz nicht statt hat, denn auch nach Durchtrennung aller übrigen Herznerven sieht man denselben Erfolg eintreten. Die Herzpulse behalten vielmehr dieselbe Frequenz und nehmen nur durch den geringeren Blutzufluss an Umfang ab.

Welcher physiologischen Funktion der Nerv. depressor dient, ist nicht mit Bestimmtheit ermittelt. Nur soviel steht fest, dass er sich nicht in einem beständigen Erregungszustande befindet; denn wenn man ihn beiderseitig durchtrennt, so ist an der Blutdruckcurve des Kymographions keine sonderliche Aenderung wahrzunehmen. Wir müssen daraus folgern, dass es immer nur gelegentliche Reize sind, welche diesen Nerven in Thätigkeit versetzen, und dürfen vermuthen, dass er eine regulatorische Funktion besitzt. Vielleicht tritt dieser Fall ein, wenn das Herz sich aus irgend welchen Gründen zu stark mit Blut füllt. Dies würde den Vortheil haben, dass durch die Gefässerschlaffung das Herz entlastet und eine schädliche Blutdrucksteigerung vermieden werden würde.

Ebenso ist die Frage noch nicht gelöst, ob die genannten reflectorischen Gefässerweiterungen durch eine Schwächung resp. Hemmung des Tonus im vasomotorischen Centrum herbeigeführt werden, oder durch eine Erregung des vasodilatatorischen Centrums. Die letztere Annahme hat manches Wahrscheinliche für sich.

Psychische Einwirkungen auf die Gefässe. — Es ist aus der Erfahrung bekannt, dass psychische Erregungen den Zustand der Gefässe in hohem Grade beeinflussen können. Das Erblassen der Haut in Folge von Schreck, Furcht und ähnlichen Affecten erklärt sich zur Genüge aus einer Erregung des vasomotorischen Centrums von Seiten des Grosshirns. Es ist anzunehmen, dass gewisse Leitungsbahnen zwischen diesem und dem Gefässcentrum bestehen. Andere Affecte bewirken eine Gefässerweiterung. Bei der Schamröthe erweitern sich insbesondere die Gefässe der Gesichtshaut und des Nackens. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass dieser Vorgang durch eine partielle Erregung der Vasodilatatoren vermittelt wird, insofern derselbe mehr den Eindruck eines Zustandes der Erregung als der Lähmung macht.

Drittes Capitel.

Die Athmung.

Allgemeines. — Der Zweck der Athmung besteht bei allen Thieren darin, den Sauerstoff der atmosphärischen Luft in sich aufzunehmen und die Kohlensäure, welche im Körper entsteht, auszuscheiden. Dieser Zweck wird im Thierreiche auf verschiedene Weise erfüllt.

Bei den niedersten wirbellosen, im Wasser lebenden Thieren, den Rhizopoden und Infusorien, geschieht der Gasaustausch durch Diffusion zwischen dem umgebenden Wasser und der Körperflüssigkeit. Bei den höher entwickelten wirbellosen Wasserthieren, den Quallen, Räderthierchen und Polypen, tritt ein Wassergefässsystem auf, dessen contraktile Hohlräume das Wasser durch Canäle hindurchtreiben und so den Gasaustausch in den Geweben unterhalten. Die Canäle sind auch mit Flimmerzellen bekleidet, welche den Strom fördern. Bei den Echinodermen und Anneliden findet der Uebergang zur Kiemenathmung statt.

Die Kiemen sind mit zahlreichen Blutgefässen versehene lappige Gebilde, welche in das umgebende Wasser eintauchen und dadurch den Gasaustausch vermitteln. Bei den Muscheln und Krebsthieren erlangen sie eine höhere Ausbildung. Am höchsten entwickelt sind diese Organe der Wasserathmung bei den niedersten Wirbelthieren, den Fischen. Der Kiemenapparat derselben steht mit dem Mundende des Darmcanals in Verbindung, so dass das in die Mundhöhle aufgenommene Wasser die Kiemen umspült und aus den Kiemenspalten wieder abfliesst. Es treten bei diesen Thieren Athembewegungen an der Mundhöhlenwandung und den Kiemendeckeln auf, welche den Zweck haben, den Wasserstrom zu befördern.

Die niedersten in der Luft lebenden wirbellosen Thiere sind entweder auf eine blosse Hautathmung angewiesen, wie einige unter den Arachniden (Spinnen), oder sie besitzen, wie der grösste Theil der Insecten, Tracheen, lufthaltige, aus starren Wandungen bestehende Röhren, aus spiralförmigen Fasern von Chitin zusammengesetzt, welche sich in den Geweben, namentlich den Muskeln, verzweigen. Man beobachtet bei vielen Insecten rhythmische Compressionen des Leibes, welche dem Luftwechsel in den Tracheen dienen.

Unter den Wirbelthieren tritt die Lungenathmung bei den Amphibien auf, die in ihrem Larvenzustande Kiemen besitzen. Die Lungen der Amphibien bestehen aus einfachen Säcken, auf deren Oberfläche sich Ausbuchtungen bilden, die das Capillargefässnetz der Arteria pulmonalis tragen. Die Lungen haben sich nach der Descendenztheorie durch einen Funktionswechsel aus der Schwimmblase der Fische entwickelt.

Die Lungen der Vögel und Säugethiere sind ihrem Bau nach, analog den zusammengesetzten acinösen Drüsen, als zusammengesetzte zu betrachten. Jeder kleinste Bronchiolus endet in einem kleinen, birnförmigen Säckchen von 0,5—2,2 mm Länge, dem Infundibulum, welches einer einfachen Amphibienlunge ähnlich gebaut und mit Ausbuchtungen, den Alveolen, besetzt ist. Auf den inneren Wandungen der Alveolen breiten sich die Capillaren der Art. pulm. aus.

A. Mechanik der Athmung.

Bei den Amphibien wird die Luft in die Lunge eingepresst. Diese Thiere nehmen die Luft in die geräumige Mundhöhle durch die Nasenlöcher auf, indem der Boden der Mundhöhle herabgezogen wird. Alsdann werden die Nasenlöcher geschlossen und indem der Boden der Mundhöhle gehoben wird, wird die Luft durch den offen stehenden Kehlkopf in die Lungen gedrängt. Der Thorax ist gegen die Bauchhöhle nicht abgegrenzt.

Bei den Vögeln und Säugethieren hingegen wird die Luft durch Ansaugung (Aspiration) in die Lungen befördert. Zu diesem Zwecke ist die Lunge luftdicht in den allseitig geschlossenen Thoraxraum eingefügt. Der innere Hohlraum der Lunge steht durch die Ausführungsgänge, die Luftröhre, Kehlkopf, Nasen- und Mundhöhle, mit der atmosphärischen Luft in Verbindung. Sobald der Thorax sich erweitert, muss die Lunge mit ihrer äusseren Oberfläche der inneren Oberfläche des Thorax folgen, wodurch Luft in den Lungenhohlraum eingesogen wird. Diese Bewegung heisst: Inspiration. Sobald der Thorax sich wieder verengt, strömt Luft aus der Lunge nach Aussen. Diese Bewegung heisst: Exspiration.

Dieser Vorgang wird durch ein von Donders angegebenes und von Anderen modificirtes Athmungsmodell (Fig. 38) versinnlicht. Der flaschenförmige Raum stellt den Thorax vor. Der Boden ist durch eine dehnbare Kautschukplatte ersetzt, welche den Dienst des Zwerchfells verrichten soll. Durch den Hals der Flasche geht in einem Kork befestigt ein Rohr hinein, an dessen inneres Ende eine Lunge mit der Trachea aufgebunden wird. Ist die Flasche luftdicht geschlossen und zieht man die Kautschukplatte an einem Knopf nach unten, so dehnt sich die Lunge aus, während die Luft einströmt; beim Nachlassen des Zuges strömt dieselbe wieder aus. Um die Verhältnisse im Thorax vollständiger nachzuahmen, müsste die Luft zwischen Lunge und Glaswand ausgepumpt werden.

Negativer Druck im Thorax. — Die Lunge ist bei geschlossenem Thorax beständig über ihr natürliches

Volumen ausgedehnt und hat daher das Bestreben, sich vermöge ihrer Elasticität zusammenzuziehen. Wenn beim Lebenden oder am Cadaver der Thorax eröffnet wird, so zieht sich die Lunge auf ein kleineres Volumen zusammen und legt sich zu beiden Seiten der Wirbelsäule an, während Luft in den Thoraxraum einströmt. Die Kraft, mit welcher die Lunge sich zusammenzuziehen strebt, erzeugt in dem geschlossenen Thoraxraum einen negativen Druck, welcher die Ursache der Aspiration des Thorax ist.

Die Stärke des negativen Druckes im Thorax ist von Donders in folgender Weise gemessen worden. Am Cadaver wird die Luftröhre mit einem Manometer luftdicht verbunden und dann der Thorax an beiden Seiten eröffnet. Die sich zusammenziehende Lunge übt einen Druck auf das Manometer aus, welcher beim erwachsenen Menschen zwischen 2—6 mm Hg beträgt. Bläst man die Lunge soweit auf, bis sie den ganzen Thorax wieder ausfüllt, so erhält man genauer den Werth des negativen Druckes im Ruhezustande des Thorax. Er beträgt ungefähr 6 mm Hg.

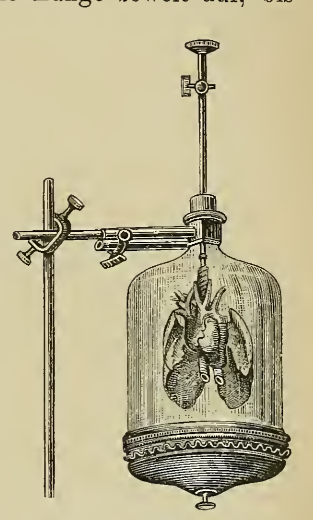


Fig. 38. Athmungsmodell.

Inspiration. — Die Erweiterung des Thorax bei der Inspiration findet sowohl im senkrechten Durchmesser, als auch in den horizontalen Durchmessern statt. Dies geschieht durch die Inspirationsmuskeln.

In dem senkrechten Durchmesser wird der Thorax einzig und allein durch die Contraktion des Zwerchfells vergrössert. Dieser flache, kuppelförmig gestaltete Muskel entspringt von der Lendenwirbelsäule, den Rändern der unteren Rippen und dem unteren Ende des Brustbeins und bildet in seiner Kuppel das Centrum tendineum. Bei seiner Contraktion flachen sich die muskulösen Theile, welche in der Ruhe der Brustwand anliegen, ab und machen daher einen beträchtlichen Raum frei, in welchen die unteren, hinteren und seitlichen Lungenränder sich einsenken. Das Centrum tendineum bewegt sich nur wenig nach unten.

In Folge der Zwerchfellscontraktion werden die Eingeweide der Bauchhöhle comprimirt und die Bauchdecken stärker gewölbt.

Die Vergrösserung des Thorax in den horizontalen Durchmessern geschieht durch die Hebung der Rippen. Dieselben verlaufen schräg in der Richtung von hinten und oben nach unten und vorne. Je mehr sie sich der horizontalen Lage nähern, um so grösser wird das Volumen des Thorax zwischen je zwei benachbarten Rippenringen.

Es vergrössert sich bei der Rippenhebung nicht nur der sagittale und frontale (Quer-)Durchmesser des Thorax, sondern auch jeder dazwischen liegende Durchmesser. Dies kommt dadurch zu Stande, dass die Rippen sich in ihren Costovertebralgelenken bewegen, in denen das Köpfchen der Rippe mit den Wirbelkörpern, das Tuberculum mit dem Querfortsatz des Wirbels articulirt. Die Axe, um welche die Rippe sich dreht, geht daher durch den Hals derselben, und bildet mit der

Frontalebene einen mehr oder weniger grossen Winkel. In Fig. 39 ist ein Rippenring auf eine horizontale Ebene projicirt dargestellt. Die Axe der Bewegung *ab* geht entsprechend der Lage des Rippenhalses, von vorn und innen nach hinten und aussen, und bildet mit der Frontalebene *ff* den Winkel *bcf*. Die Axen der beiden Rippen schneiden sich unter einem Winkel *acb'*, der nach den Messungen von A. W. Volkmann an den oberen Rippen 125° beträgt und bis zu den unteren auf 88° herabgeht. Dem entsprechend wachsen von oben nach unten zu die Winkel *bcf*.

Es folgt aus dieser Betrachtung deutlich, dass nicht das Sternalende der Rippe, sondern ein seitlich gelegener Punkt *s* derselben bei der Hebung die grösste Excursion macht; wir erhalten ihn, wenn wir eine zur Axe *ab* parallele Linie an die Rippe anlegen. Daher wird der Thorax durch die Rippenhebung in allen horizontalen Durchmessern erweitert. Die Erweiterung im Querdurchmesser nimmt von oben nach

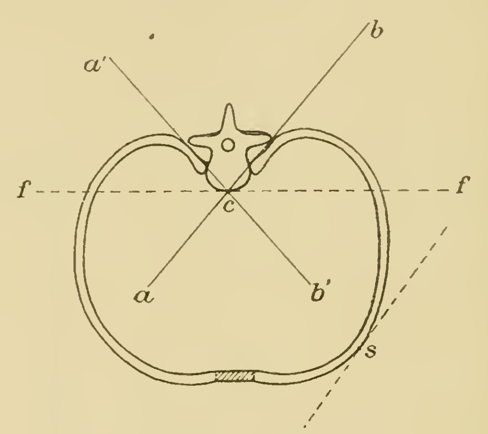


Fig. 39. Projection eines Rippenringes.

unten hin beträchtlich zu. Die Rippen werden hierbei zugleich etwas tordirt, so dass ihre äussere Fläche sich ein wenig nach oben wendet. Das Sternum wird bei dieser Bewegung gehoben und entfernt sich von der Wirbelsäule.

Die Muskeln, welche zur Hebung der Rippen bestimmt sind, entspringen von der Wirbelsäule, dem Schultergürtel, dem Kopf und setzen sich an die Rippen an, oder sie verbinden die Rippen mit einander. Es gehören hierzu:

1. Die Musculi scaleni, welche von den Querfortsätzen der mittleren Halswirbel an das Sternalende der ersten und zweiten Rippe gehen.

2. Die Musculi intercostales externi. Dieselben verbinden die Rippen in weiter Ausdehnung mit einander. Ihre Fasern sind von oben und aussen nach unten und vorne gerichtet, so dass sie an der oberen Rippe von einem der Wirbelsäule näheren Punkte entspringen und sich an einem von der Wirbelsäule entfernteren Punkte der unteren Rippe ansetzen. Diese Muskeln sind im Stande zwei benachbarte Rippen zu heben, auch wenn die obere Rippe nicht fixirt ist (Hamberger).

Es seien in Fig. 40a zwei benachbarte Rippen auf die Medianebene des Körpers projicirt dargestellt, *ww'* bedeute ihr Wirbelende, *ss'* ihr Sternalende, und *ab* bezeichne einen M. intercost. ext. Wenn in den Punkten *ww' ss'* eine Drehung stattfinden kann und *ww'* fixirt ist, so wird ein Zug des Muskels *ab* das ganze System um die Punkte *ww'* nach oben bewegen. Die Zugkräfte von *a* nach *b* und von *b* nach *a* sind gleich und entgegengesetzt; nach dem Parallelogramm der Kräfte kommen nur die auf *ws* und *w's'* senkrechten Componenten *ac* und *bd* zur Wirkung und da die Kraft *bd* an dem längeren Hebelarm zieht, so findet die Bewegung des ganzen Systems nach oben statt.

3. Die Mm. levatores costarum, welche von den Querfortsätzen der Wirbel zu dem Tuberculum costae der nächst niederen Rippe gehen. Ihr Hebelarm ist nur ein kleiner.

4. Der M. serratus posticus superior, welcher von den Dornfortsätzen des letzten Hals- und ersten Rückenwirbels an die zweite bis fünfte Rippe zieht.

Von diesen Muskeln sind bei der gewöhnlichen ruhigen Athmung insbesondere die Intercostales thätig.

Bei angestrengter Inspiration treten Muskeln hinzu, welche vom Schultergürtel entspringen. Es sind diese: 1. der M. pectoralis minor,

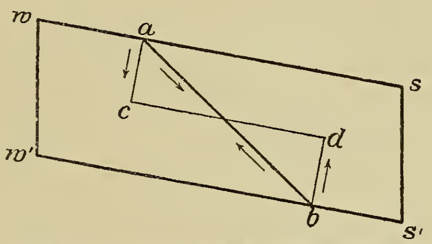


Fig. 40a. Wirkung der Mm. intercostales ext.

2. die unteren Fasern des M. pectoral. major, 3. der M. serratus anticus major. Diese Muskeln können aber nur dann eine Rippenhebung bewirken, wenn der Schultergürtel fixirt ist. Dies geschieht z. B. im Zustande hoher Dyspnoe durch Aufstemmen der Arme auf die Unterlage.

Endlich wirken auch bei höchster Dyspnoe die vom Kopf und Kehlkopf entspringenden Muskeln bei der Rippenhebung mit, wenn der Kopf durch die Nackenmuskeln nach hinten fixirt wird. Diese Muskeln sind der M. sternocleidomastoid., der M. sternohyoid. und sternothyreoid.

Exspiration. — Die Exspiration wird bei gewöhnlicher ruhiger Athmung durch elastische Kräfte und durch die Schwere der gehobenen Theile des Brustkorbes bewirkt. Während der Inspiration finden elastische Dehnungen statt, erstens in den Gelenkbändern, den Knorpeln der Rippen und allen Weichtheilen des Brustkorbes, zweitens in den Bauchdecken, drittens in dem Lungengewebe.

Vermöge dieser elastischen Kräfte kehrt der Thorax nach Aufhören der Inspiration wieder in seine Ruhelage zurück. Hierzu addirt sich noch die Schwere der gehobenen Theile des Brustkorbes, der Rippen, des Sternums, der Weichtheile und des belastenden Schultergürtels, insbesondere bei aufrechter Körperstellung. Doch genügen die elastischen Kräfte vollständig, um den Thorax wieder in die Ruhelage zurückzuführen.

Die normale, ruhige Exspirationsbewegung ist daher eine passive.

Bei jeder Verstärkung der Exspiration und bei gewissen Modificirungen derselben, dem Sprechen, Schreien, Singen u. s. w., wird dieselbe eine aktive. Es betheiligen sich hieran eine Reihe von Muskeln, welche den Thoraxraum verkleinern.

Exspirationsmuskeln sind:

1. Die Gesammtheit der Bauchmuskeln, die Mm. abdominis recti, obliqui und transversi. Diese Muskeln flachen bei ihrer Zusammenziehung das Abdomen ab, drängen die Baucheingeweide und das Zwerchfell nach oben. Sie verkleinern den Thorax im senkrechten Durchmesser.

2. Diejenigen Muskeln, welche die Rippen herabziehen und dadurch den Thorax in den horizontalen Durchmessern verengen.

Es gehören zu diesen Muskeln nach Hamberger die Mm. intercostales interni. Dieselben haben eine Richtung von vorn und oben nach hinten und unten; ihre Fasern kreuzen die der Externi. Ihre Wirkung muss daher, wie die Fig. 40b lehrt, die entgegengesetzte der der letzteren sein. Sie bewegen das System zweier benachbarter Rippen

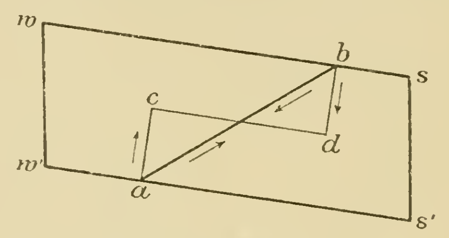


Fig. 40b. Wirkung der Mm. intercostales int.

nach unten, weil die nach unten wirkende Componente der Kraft an dem grösseren Hebelarm zieht, der sich nunmehr an der oberen Rippe befindet.

Der alte Streit über die Wirkung dieser Muskeln hat sich bis in die neuere Zeit fortgesetzt. Viele haben behauptet, dass dieselben auch die Rippen heben könnten und daher Inspiratoren wären. Es ist jedoch der Umstand ausser Acht gelassen worden, dass die Rippen bei ihrer Bewegung einander nahezu parallel bleiben, da ihre Sternalenden sich einander nicht nähern können. Denken wir uns hingegen die Sternalenden zweier benachbarter Rippen von einander gelöst, so würde freilich die Zusammenziehung der Mm. intercostales interni die untere Rippe der oberen nähern können. Dieser Fall tritt aber bei dem natürlichen Zusammenhang der Rippen am Thorax nicht ein.

Henle und Meissner haben geglaubt, dass die Intercostalmuskeln überhaupt weniger zur Bewegung der Rippen, als vielmehr dazu dienten, die Zwischenrippenräume gegen die Wirkungen des Luftdruckes zu festigen, damit sie bei der Inspiration nicht einsinken. Wenn man aber bedenkt, dass das Gewebe der Zwischenrippenräume bei der Inspiration sich stärker spannt, weil die senkrechte Entfernung der Rippen von einander zunimmt, so scheint eine solche Annahme kaum nöthig.

Fraglich bleibt die Funktion der Mm. intercartilaginei. Dieselben bilden die Fortsetzung der inneren Muskelschicht und haben die gleiche Richtung wie die Mm. intercost. intern. Da nun von der vierten Rippe ab die Knorpel schräg nach oben zum Brustbein hinziehen, so würden diese Muskeln ihrer Lage nach die Knorpel heben, also inspiratorisch wirken. Ihre Bedeutung ist indess vermuthlich keine in Betracht kommende.

Bei verstärkten Exspirationen tritt die Thätigkeit des M. serrat. post. inf. und quadrat. lumborum hinzu, auch die des M. latissimus dorsi, welcher den Schultergürtel herabzieht.

Athmungstypus. — Je nachdem bei der Respiration mehr das Zwerchfell oder die Rippen in Bewegung gesetzt werden, hat man einen Abdominal- oder Costaltypus der Athmung unterschieden. Man hat die Beobachtung gemacht, dass beim männlichen Geschlecht der Abdominaltypus, beim weiblichen Geschlecht der Costaltypus der Athmung vorwiegt. Im Uebrigen sind wir im Stande, willkürlich den einen Typus mit dem anderen abwechseln zu lassen.

Man hat vielfach darüber discutirt, welche Ursache diesem Unterschiede des Athemtypus bei beiden Geschlechtern zu Grunde liegt. Einige haben angenommen, dass beim Weibe die Zwerchfellsathmung durch die Kleidung, durch Schnürleiber u. s. w., beschränkt werde und daher die Costalathmung sich gewohnheitsmässig stärker entwickele. Indess hat mau auch diesen Unterschied der Athmung in Fällen bemerkt, in welchen eine solche Ursache nicht vorlag. Daher möchte man vielmehr vermuthen, dass der Grund der Erscheinung in dem Verhalten der Geschlechtsorgane zur Bauchhöhle liegt. Vornehmlich ist in der Periode der Schwangerschaft die Zwerchfellsathmung durch die Ausdehnung des Uterus erheblich beschränkt. Eine zu starke Erhöhung des abdominalen Druckes würde in dieser Zeit vielleicht ungünstig auf den Fötus wirken.

Bewegungen an den Luftwegen. — An den Luftwegen beobachten wir Athembewegungen, welche die Aufgabe haben, den Eintritt der Luft in die Lunge zu erleichtern.

Dieselben sind folgende:

1. Bei der Inspiration werden die Nasenlöcher erweitert und zwar mit Hilfe der Mm. levatores alae nasi. Diese Bewegung ist bei Thieren stärker ausgeprägt als beim Menschen. In der höchsten Dyspnoe wird auch der Mund bei der Inspiration weit geöffnet.

2. Der Kehlkopf steigt bei jeder Inspiration ein wenig nach unten, bei der Exspiration nach oben. Dies geschieht durch die äusseren Kehlkopfmuskeln, die Mm. sternohyo- und thyreoid.

3. Die Stimmritze wird bei jeder Inspiration weiter; bei der Exspiration nähern sich die Stimmbänder einander wieder. Die Beobachtung mit dem Kehlkopfspiegel (s. 9. Cap. C. 2.) beweist, dass bei ruhiger Athmung die Stimmritze weit geöffnet ist, und die Luft durch die Glottis vocalis und cartilaginea (respiratoria) hindurchgeht. Die Erweiterung der Stimmritze bei der Inspiration wird durch die Mm. cricoarythaenoidei postici bewirkt.

Messung der Athembewegungen. — Die Stärke der Thoraxausdehnung im Ganzen und in seinen verschiedenen Richtungen ist der Messung unterworfen worden.

Man hat erstens die Zunahme des Brustumfanges bei der Inspiration und die Abnahme desselben bei der Exspiration untersucht. Auf diese Weise erhalten wir ein Maass für die Veränderungen des Thorax in seinen horizontalen Durchmessern. Die einfachste Methode einer solchen Messung besteht darin, dass man ein Messband um den Thorax legt. Valentin und Sibson fanden, dass bei der Inspiration der Brustumfang in der Höhe der Mammae um $^1/_{12}$—$^1/_7$ zunimmt. Sibson maass ferner die Zunahme der horizontalen Durchmesser des Thorax mit Hilfe seines Thoracometers. Dieses Instrument (Fig. 41) besteht aus einem Stabe *s*, welcher auf den Thorax einer horizontal gelagerten Person senkrecht aufgesetzt wird. An dem oberen Ende trägt der Stab eine Zahnstange, welche in ein Zahnrad eingreift, und dieses bewegt einen Zeiger vor einem Zifferblatt hin und her. Die Vergrösserungen des Thorax werden daselbst abgelesen. An dem Maassstab *M* des Gestelles kann man den Durchmesser des Thorax ermitteln. Die Excursionen auf dem mittleren Theile des Sternums betragen 2—6 mm. Die Stärke der Thoraxvergrösserung im senkrechten Durchmesser durch das Zwerchfell ist beim Menschen einer directen Messung nicht zugänglich, dieselbe lässt sich aber an den Excursionen des Abdomens beurtheilen.

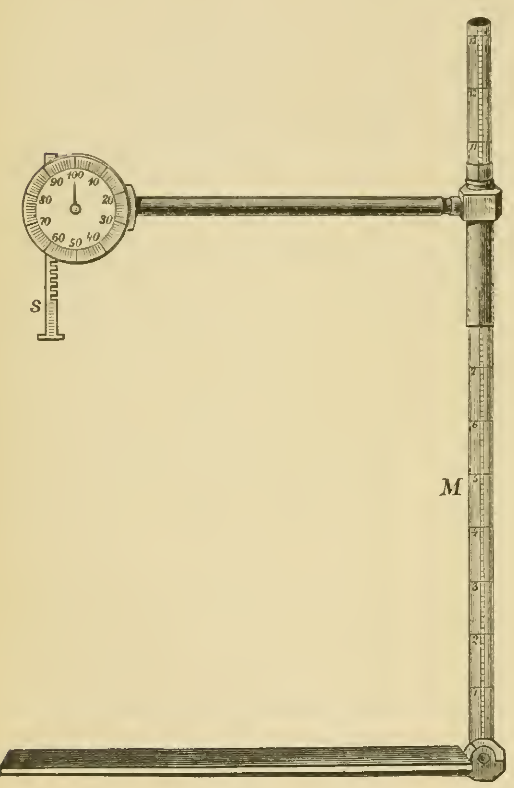


Fig. 41. Thoracometer von Sibson.

An die Messapparate des Thorax schliessen sich diejenigen Instrumente an, welche zur Aufzeichnung der Athembewegungen dienen.

Man hat zu diesem Zwecke Fühlhebel auf den Thorax aufgesetzt, welche ihre Bewegungen auf die rotirende Trommel eines Kymographions aufzeichnen (Ludwig, Einbrodt und Vierordt). Noch bequemer ist für diesen Zweck die Marey'sche pneumatische Methode. Es wird eine Marey'sche Trommel oder ein Luftkissen an den Thorax oder das Abdomen angelegt und diese werden mit einer Marey'schen Schreibtrommel (tambour enrégistrateur) verbunden, welche die Athemcurve aufzeichnet (s. S. 58). Auch die Vergrösserungen des Brustumfanges können pneumatisch verzeichnet werden, indem man nach Marey und Bert einen kleinen Metallcylinder, welcher an beiden

Enden mit einer Kautschukmembran geschlossen ist, an den Thorax anlegt (Fig. 42) uud die beiden Membranen durch ein um den Thorax geschlungenes Band verbindet. Ein an dem Cylinder angebrachtes Rohr wird durch ein Kautschukrohr mit einer Marey'schen Schreibtrommel verbunden.

An Thieren kann man die Bewegungen des Zwerchfells durch eine eingesenkte Nadel von Aussen erkennbar machen. Rosenthal construirte einen Phrenographen, welcher aus einem zweiarmigen Hebel besteht; der eine Hebelarm von gekrümmter Gestalt wird unter das Zwerchfell geschoben, der andere zeichnet durch Uebertragungen die Curve der Bewegungen auf.

Alle diese Methoden geben nur die Veränderungen des Thorax nach einzelnen Richtungen an. Es kann aber die Costal- und Abdominalathmung bei demselben Individuum mannigfach wechseln, so dass man

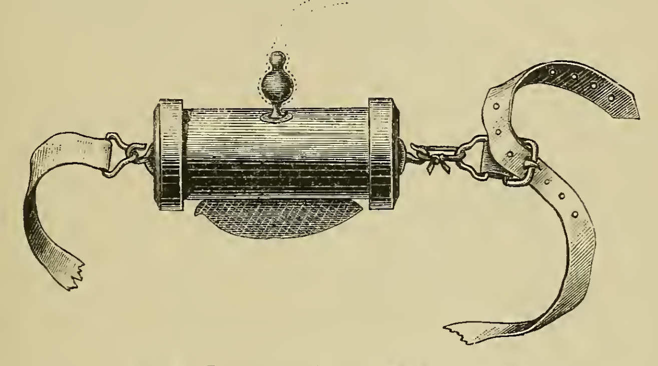


Fig. 42. Pneumograph nach Marey und Bert.

durch solche Methoden noch kein sicheres Urtheil über die Stärke der Athembewegungen des ganzen Thorax erhält.

Diesen Zweck kann man für den Menschen am einfachsten durch Messung der geathmeten Luftmenge mit dem Spirometer (s. S. 126) erreichen. Doch muss man bedenken, dass jede Anbringung von Apparaten an die Luftwege den Modus der Respiration sofort verändert. Statt des Spirometers wendet man auch Gasuhren an. Man hat ferner Menschen oder Thiere in einen dichten Behälter gesetzt und dieselben durch ein nach Aussen gehendes Rohr ein- und ausathmen lassen. Die durch die Thoraxbewegung verursachte Luftdruckänderung in dem Behälter lässt sich durch ein Manometer oder eine Marey'sche Schreibtrommel aufzeichnen und giebt ein gutes Maass für die Stärke der Athembewegungen (Hering, Gad, Bernstein). Fig. 43 zeigt einen solchen für kleinere Thiere geeigneten Apparat (Spirograph). Bei Thieren kann man auch die Grösse der Respirationsbewegung an den Schwankungen des intrathoracalen Druckes beobachten, indem man ein Manometer mit der Pleurahöhle verbindet. Es genügt für diesen Zweck unter Umständen ein Rohr tief in den Oesophagus einzuführen und dieses mit einem Manometer oder einer Marey'schen Schreibtrommel in Verbindung zu setzen (Ceradini, Rosenthal, Bernstein).

Frequenz und Rhythmus der Athembewegungen. — Die Häufigkeit der Athemzüge kann eine sehr verschiedene sein. Dieselbe ist beim Menschen während des ruhigen Schlafes am geringsten; im wachen Zustande ist sie bei völliger Ruhe des Körpers viel geringer als in der Thätigkeit, sowohl bei körperlicher als geistiger Arbeit. Durch Erregungen

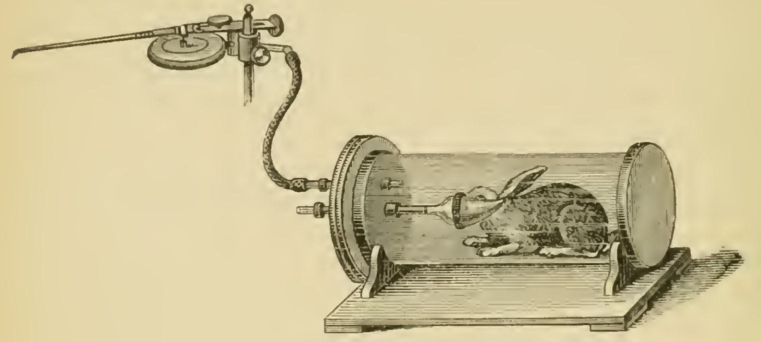


Fig. 43. Spirograph von Bernstein.

des Nervensystems werden die Athembewegungen sehr beeinflusst, schon dadurch allein, dass man die Aufmerksamkeit auf dieselben lenkt.

Die Frequenz der Athembewegungen beträgt im Mittel nach Quetelet beim Erwachsenen in der Ruhe 18 in der Minute. Beim weiblichen Geschlecht ist sie etwas grösser als beim männlichen. Sie hängt ferner wesentlich vom Alter ab. Beim Neugeborenen findet man etwa 40 Athemzüge in der Minute vor; in den ersten Lebensjahren vermindern sich dieselben schnell bis auf etwa 20—25, um bis zum Alter der Pubertät auf 18 zu sinken. Im höheren Lebensalter sollen sie sich etwas vermehren.

Durch den Willen vermögen wir die Athembewegungen zu beschleunigen, zu verlangsamen und in mannigfacher Weise zu modificiren.

Der Rhythmus der Athembewegungen kann mit Hilfe der graphischen Methoden genauer untersucht werden. Man findet an einer

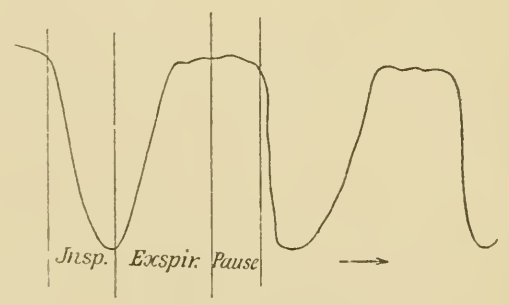


Fig. 44. Respirationscurve.

Athemcurve (Fig. 44), dass auf die Phase der Inspiration diejenige der Exspiration gewöhnlich ohne Pause folgt. Die Inspiration dauert meist etwas kürzer als die Exspiration; beide verhalten sich in ihrer Dauer nach Vierordt wie 10 : 12. Das Ende der Exspiration verläuft allmählig und geht in eine längere oder kürzere Respirationspause über.

Modificationen derselben. — Es giebt eine Anzahl von Modificationen der Athembewegungen, welche theils willkürlich, theils unwillkürlich hervorgebracht werden. Zu den ersteren gehören besonders das Sprechen und Singen, welche durch den Exspirationsstrom unter Mitwirkung des Kehlkopfes und der Rachen-, Mund- und Nasenhöhle erzeugt werden (s. 9. Cap. C. 2.). Zu den letzteren gehören das Gähnen, Seufzen, Schluchzen, Lachen, Weinen, Husten, Niesen. Beim Gähnen wird der Mund krampfhaft geöffnet, während sich der Thorax in Inspirationsstellung befindet, worauf eine langsame, oft tönende Exspiration folgt. Das Seufzen besteht in einer schnellen Exspiration, welche in der Mundhöhle ein hauchendes Geräusch erzeugt, nachdem eine tiefe Inspiration vorausgegangen ist. Beim Schluchzen werden stossweise Inspirationen gemacht, welche im Gaumensegel und den Stimmbändern ein tönendes Geräusch erzeugen. Das Lachen besteht aus stossweisen Exspirationen, wobei die Stimmbänder einen kurzen, in der Höhe wechselnden Ton erzeugen. Der M. latissimus dorsi wirkt hierbei mit und bringt die Abwärtsbewegung der Schultern hervor. Beim Weinen erfolgen einzelne tönende Exspirationen. Das Husten besteht in einer Sprengung des Verschlusses der Stimmritze (s. d. Cap. C.); beim Niesen geht ein schneller Exspirationsstrom durch die Nase, während ein Verschluss zwischen Zungenrand und hartem Gaumen gesprengt wird.

Die Druckänderungen in der Lunge und im Thorax. — Die Druckänderungen in der Lunge und im Thoraxraum lassen sich ermitteln, indem man mit den Luftwegen ein Manometer verbindet. Wenn man in die Trachea eines Thieres ein T-Rohr einsetzt und dasselbe seitlich zu einem Manometer führt, so sinkt bei ruhiger Athmung dasselbe während der Inspiration etwa um 1—3 mm Hg. Beim Menschen kann man statt dessen ein Nasenloch mit dem Manometer in Verbindung bringen, während durch das andere frei geathmet wird, und findet dann ungefähr dieselben Werthe für den Inspirationsdruck (Donders). Nehmen wir den negativen Druck im Thorax während der Ruhe zu —6 mm Hg an, so steigt derselbe bei der gewöhnlichen Inspiration auf —7 bis —9 mm, und vermindert sich bei der Exspiration auf —5 bis —3 mm Hg. Diese Werthe hängen natürlich ganz von der Grösse der Respirationen ab, so dass sich feste Grenzen dafür nicht angeben lassen. Es geht aber aus den Beobachtungen hervor, dass bei der gewöhnlichen Athmung der Druck im Thorax auch in der Exspiration ein negativer bleibt.

Sehr viel stärker sind diese Druckschwankungen in der Lunge und im Thorax bei tiefen Athembewegungen, sodass in der Exspiration der Druck im Thorax ein positiver wird. Wir vermögen das Maximum dieser Druckschwankungen hervorzubringen, wenn wir bei geschlossenen Luftwegen möglichst kräftig in- und exspiriren. Das messende Manometer dürfen wir in diesem Falle nach Donders nicht mit dem Munde verbinden, sondern mit einem Nasenloch, weil wir in der Mundhöhle durch Bewegung der Zunge die Luft ansaugen und comprimiren können. Man findet als Maximum für den Inspirationsdruck Werthe von —30 bis —74 mm Hg (während beim Saugen mit dem Munde das Hg um 100 mm fallen kann). Für den maximalen Exspirationsdruck findet man Werthe von 62—100 mm Hg (während

man beim Blasen mit dem Munde das Hg auf etwa 250 mm treiben kann). Die Beobachtungen lehren, dass die Exspirationsmuskeln in toto kräftiger als die Inspirationsmuskeln sind.

Die Luftmengen in der Lunge. — Von grosser theoretischer und praktischer Wichtigkeit ist es, die Menge der ein- und ausgeathmeten Luft zu kennen. Diese Quantitäten sind zuerst von Hutchinson mit Hilfe des Spirometers (Fig. 45) gemessen worden. Derselbe besteht aus einem äusseren mit Wasser gefüllten Gefäss *a*, und einem darin eingestülpten mit Luft gefüllten Gefäss *b*. Ein

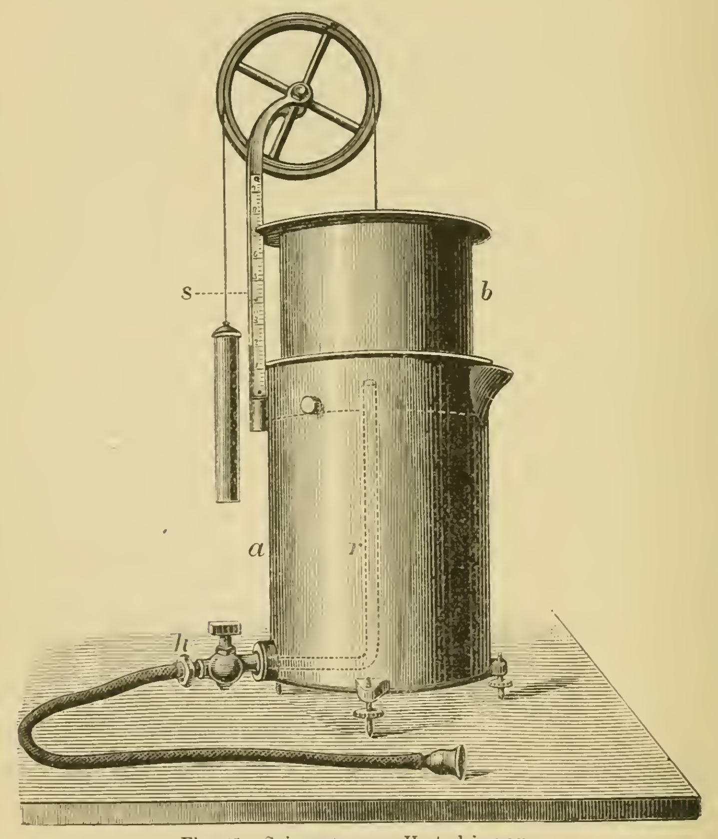


Fig. 45. Spirometer von Hutchinson.

Rohr *r* geht in das Gefäss *a* hinein und steigt durch das Wasser bis in den Luftraum von *b* hinauf; aussen ist es mit dem Hahn *h* versehen. Das Gefäss *b* ist durch ein Gewicht, welches an einer über eine Rolle laufenden Schnur hängt, so äquilibrirt, dass es in jeder Stellung stehen bleibt. Durch ein mit *r* verbundenes Kautschukrohr wird die Luft in das Spirometer ausgeathmet. An einer Scala *s* kann man die eingeblasenen Luftmengen ablesen.

Bei gewöhnlicher ruhiger Respiration betragen für den erwachsenen Menschen die geathmeten Luftmengen 300—500 ccm. Diese nennen wir die Respirationsluft.

Die grösste Luftmenge, welche nach der tiefsten Inspiration durch eine möglichst starke Exspiration ausgeathmet werden kann, hat Hutchinson die vitale Capacität der Lunge genannt. Dieselbe schwankt bei gesunden Männern zwischen 2000—4500 ccm und wird im Mittel auf 3770 ccm angegeben. Beim weiblichen Geschlecht ist sie im Mittel geringer als beim männlichen. Um den Werth genauer festzustellen, bedarf es der Uebung von Seiten der untersuchten Person, so dass man Anfangs steigende Werthe vorfindet. Alsdann kann man aus dem Werthe der vitalen Capacität auf den Zustand der Lunge schliessen, wenn man die Körpergrösse in Betracht zieht. Die vitale Capacität steigt im Allgemeinen mit der Körperlänge, d. h. mit der Grösse des Thorax; hingegen ist das Körpergewicht hierfür nicht maassgebend, weil dieses durch Fleisch- und Fettmasse wesentlich beeinflusst wird. Daher sieht man, dass eine Zunahme des Körpergewichtes, zumal bei stärkerer Fettansammlung im Abdomen, welche die Bewegungen des Zwerchfells beeinträchtigt, oft eine Abnahme der vitalen Capacität zur Folge hat. Mit zunehmendem Brustumfange sollte man ein Wachsen der vitalen Capacität erwarten, aber auch dies trifft nicht immer ein, weil die Entwicklung des Fettpolsters der Haut von Einfluss ist. Am meisten ist die vitale Capacität vom Alter abhängig; sie erreicht im 35. Lebensjahre ein Maximum, und nimmt im Greisenalter wieder ab.

Dass Stand und Beschäftigung eine Einwirkung auf die vitale Capacität haben, ist von Arnold nachgewiesen worden. Nach seinen Beobachtungen haben Soldaten und Seeleute die höchsten, Personen des gelehrten Standes die niedrigsten Werthe für diese Grösse.

Selbst durch die kräftigste Exspiration sind wir nicht im Stande, alle Luft aus den Lungen herauszupressen. Diese alsdann noch zurückbleibende Luftmenge hat Hutchinson die Residualluft genannt.

Befindet sich der Thorax nach einer gewöhnlichen Exspiration im Ruhezustande, so können wir durch eine nachfolgende aktive Exspiration noch ein Luftquantum entfernen, welches Reserveluft genannt wird. Ebenso können wir nach einer gewöhnlichen Inspiration durch eine nachfolgende, möglichst kräftige Inspiration noch eine Luftmenge aufnehmen, welche die Complementärluft heisst.

Die Reserve- und Complementärluft können wir am Spirometer messen. Die Reserveluft beträgt beim Erwachsenen im Mittel etwa 1500 ccm, die Complementärluft etwas mehr, etwa 1700 ccm.

Die Residualluft hingegen können wir nicht direct messen. Man hat zu ihrer Bestimmung folgende Methode verwendet (Davy, Gréhant). Man athmet eine Zeitlang, nach einer möglichst starken Exspiration, aus einem Spirometer reinen H ein und aus, bis sich die Lungenluft mit dem H gleichmässig gemischt hat. Aus der Zusammensetzung der Luft im Gasometer ergiebt sich das Volumen der Residualluft; wenn dieses gleich x, die Wasserstoffmenge gleich h, und α ein Bruch ist, welcher den H in einem Volumen nach dem Experiment angiebt, so ist: $x = h\,\frac{(1-\alpha)}{\alpha}$. Gréhant giebt an, dass die Residualluft zwischen 1200 und 1700 ccm schwankt.

Auffallend ist es, dass Pflüger nach einer anderen Methode einen viel geringeren Werth von 400—800 ccm für die Residualluft erhalten

hat. Pflüger und Koch haben den lebenden Menschen in einen geschlossenen Raum gesetzt, darin die Luft verdünnt und aus der hierbei aus der Lunge austretenden Luftmenge die Residualluft berechnet. Doch ist die Zahl der Untersuchungen wohl nicht gross genug, um einen sicheren Schluss zu gestatten.

Hermann und Jacobson haben an menschlichen Leichen nach Compression des Thorax und des Bauches die Lungen abgebunden, ihr Volumen gemessen und aus diesem und dem specifischen Gewicht des Gewebes das Volumen der eingeschlossenen Luft berechnet. Die gefundenen Werthe liegen zwischen 640 und 1080 ccm. Es erscheint jedoch misslich, die aktive Exspiration durch eine Compression nachahmen zu wollen.

Ueberhaupt haben Bestimmungen der Residualluft nur dann Werth, wenn sie in so grosser Zahl wie die der vitalen Capacität vorgenommen werden.

Ventilation der Lunge. — Im Allgemeinen geht aus den gewonnenen Beobachtungen hervor, dass nach der gewöhnlichen Exspiration ein sehr beträchtliches Luftvolumen in dem Lungenhohlraum zurückbleibt, welches die gewöhnliche Respirationsluft um ein Mehrfaches übertrifft. Nach einer ruhigen Exspiration bleiben Residualluft plus Reserveluft in der Lunge zurück. Nehmen wir beide zusammen gleich 3000 ccm, und die Menge der eingeathmeten Luft zu 500 ccm an, so beträgt letztere nur $^1/_6$ der ganzen Lungenluft. Es findet daher bei der Athmung keineswegs eine Erneuerung der ganzen Lungenluft statt, sondern eine Ventilation derselben, deren Grösse gewisse Grenzen innehält. Eine derartige Ventilation ist aber für den Organismus viel vortheilhafter als eine vollständige periodische Lufterneuerung. Würde bei jeder Exspiration alle Luft aus der Lunge entfernt werden, so würde der Gasaustausch in derselben nur in der kurzen Zeit der Respirationsbewegung stattfinden und in der Respirationspause sistiren. Mithin würde in diesem Falle der Gasgehalt des Blutes beständigen Schwankungen unterliegen. Vermöge der Ventilation, welche in der Lunge statt hat, bleibt aber der Gasaustausch zwischen Blut und Lungenluft ein stetiger; den Organen wird hierdurch ein Blut von constant bleibendem Sauerstoffgehalt zugeführt.

Die fötale Lunge. — Bekannt ist es seit lange, dass die ausgeschnittene Lunge eines Cadavers noch Luftreste enthält und daher auf Wasser schwimmt. Man hat sich dieses Zeichens bedient, um festzustellen, ob bei Neugeborenen eine Athmung vor dem Tode stattgefunden hat oder nicht. Die Lunge eines Fötus, welcher nicht geathmet hat, besteht aus einem dichten Gewebe ohne Luftgehalt und sinkt daher in Wasser unter. Auch beim Geborenen kann die Lunge durch Krankheit sich verdichten und ihren Luftgehalt verlieren, wenn sie durch Exsudate oder Luft in der Pleurahöhle comprimirt wird. Diesen Zustand nennt man Atelektase. Eröffnet man die Brusthöhle, so wird die Lunge nicht gleich atelektatisch, sie behält vielmehr einen gewissen Luftrest zurück. Dies kommt wahrscheinlich daher, weil die Wandungen der kleinsten Bronchien sich zusammenlegen und die elastische Kraft der Lunge nicht ausreicht, den Widerstand derselben zu überwinden. Aber es gelingt auch nicht durch Compression, diese Luft ganz zu entfernen, weil Knickungen der Bronchien sich hierbei nicht

vermeiden lassen. Hermann hat die beim Eröffnen des Thorax austretende Luftmenge die Collapsluft, die zurückbleibende die Minimalluft genannt. Beide zusammen sind gleich Reserve- plus Residualluft.

Entstehung des negativen Druckes im Thorax. — Es liegt nun die interessante Frage vor, auf welche Weise nach der Geburt beim Athmenden die ständige Luftfüllung der Lungen und der negative Druck im Thoraxraume entstehen. Sobald die Athembewegungen nach der Geburt begonnen haben, wird die Lunge niemals wieder luftleer. Beim Todtgebornen, der keine Athembewegungen in der Luft gemacht hat, tritt hingegen nie von selbst Luft in die Lungen ein. Die Athembewegungen bewirken es also, dass die Lungen nach dem Tode noch lufthaltig bleiben, wenn Neugeborne auch nur wenig Athemzüge gemacht haben.

Wenn man nun bei Todtgebornen die Lungen in ausgiebigem Maasse aufbläst, so bleiben sie lufthaltig, und man findet alsdann mit Hilfe des Donders'schen Versuches (s. S. 117) einen negativen Druck im Thorax vor (Bernstein). Die Rippen bleiben in gehobener Lage stehen und das Zwerchfell nimmt einen tieferen Stand in der Gleichgewichtsstellung an. Daraus kann man schliessen, dass der negative Druck im Thorax auch im Leben eine mechanische Folge kräftiger Athembewegungen ist. Durch diese werden Brust- und Bauchwandungen so kräftig gedehnt, dass Rippen und Zwerchfell eine neue Gleichgewichtslage erhalten. Damit stimmt die Erfahrung überein, dass mit dem Beginne der Athmung der Thoraxumfang ein grösserer wird.

Gegen diese Theorie hat Hermann den Einwand erhoben, dass bei neugebornen Kindern, welche wenige Tage nach der Geburt gestorben sind, entweder kein merklicher oder nur ein geringer negativer Druck im Thorax gegenüber dem bei älteren Individuen gefunden wird. Diese Thatsache ist richtig. Aber sie ist kein Beweis dafür, dass der negative Druck nicht eine Folge der Athembewegungen sei. Denn Kinder, welche wenige Tage nach der Geburt an einer Krankheit sterben, werden nicht immer so kräftige Athembewegungen gemacht haben, um den negativen Druck herzustellen. Bei Schafen, welche wenige Minuten nach der Geburt getödtet wurden, habe ich immer einen negativen Druck im Thorax und bei der Eröffnung desselben ein Zusammensinken der Lunge beobachtet. Der negative Druck ist freilich bei Neugebornen viel kleiner als bei Erwachsenen aus dem einfachen Grunde, weil der Elasticitätscoefficient des Lungengewebes bei ersteren ein sehr geringer ist und mit dem Alter erheblich zunimmt.

Es ist von Hermann die Annahme gemacht worden, dass der negative Druck dadurch entstehe, dass der Thorax schneller wachse als die Lunge. Die Zunahme des negativen Druckes mit dem Wachsthum ist hierfür kein Beweis, sondern erklärt sich aus dem eben angegebenen Umstande. Ein anderer Nachweis für ein solches Verhalten des Thorax ist aber bisher nicht geliefert worden. Auch liegt kein plausibler Grund zu der Annahme vor, dass die Lunge gegen den übrigen Körper im Wachsthum zurückbleiben sollte, da das Gefässsystem der Lunge in der Entwicklung mit der des grossen Kreislaufes gleichen Schritt halten müsste.

Bewegung der Lungen. — Die Lage der Lungen im Thorax lässt sich von der Brustwand aus durch den Percussionsschall feststellen. Oberhalb der lufthaltigen Lungenparthien giebt die Brustwand beim Anschlagen einen vollen und lauten Schall, während oberhalb eines dichten Gewebes der Schall ein leerer und gedämpfter ist. Man bedient sich daher in der Praxis dieses Mittels, um den Zustand der Lungen zu erkennen. Die Lungenspitzen überragen die beiden Claviculae um mehrere Centimeter, die unteren Lungenränder reichen in der Ruhelage vorn bis zur sechsten, hinten bis zur zehnten Rippe. Die vorderen medialen Lungenränder grenzen an das Herz und bedecken dasselbe theilweise. Die Lage des Herzens giebt sich daher durch eine Dämpfung kund. Bei der gewöhnlichen Inspiration steigen die vorderen unteren Lungenränder bis zur siebenten, die hinteren unteren bis zur elften Rippe herab. Die vorderen medialen Lungenränder schieben sich bis auf einen kleinen frei bleibenden Raum über das Herz. Die Lungenspitzen und die hinteren medialen stumpfen Ränder der Lunge, welche zu beiden Seiten der Wirbelsäule anliegen, bleiben hierbei nahezu in ihrer Lage, dagegen nimmt die Excursion aller Punkte der Lunge, sowohl in der Richtung von oben nach unten, als auch in der horizontalen Richtung um so mehr zu, je weiter dieselben von den Spitzen und hinteren medialen Rändern entfernt liegen. Die stärkste Verschiebung erleiden die unteren hinteren Lungenränder.

Athmungsgeräusch. — Während der Athembewegungen entsteht ein Geräusch, welches man durch Auscultation von der Brustwand aus wahrnehmen kann, indem man das Ohr auflegt oder ein Hörrohr (Stethoskop) aufsetzt. Bei der Inspiration erzeugt die einströmende Luft ein charakteristisches Geräusch, welches man das „vesiculäre“ genannt hat. Es liegt seinem Klange nach zwischen den Consonanten „f, w und s“. Bei der Exspiration ist nur ein schwaches Hauchen bemerkbar. Das vesiculäre Athmungsgeräusch scheint beim Einströmen der Luft aus den Bronchiolen in die Alveolen zu entstehen. Es fehlt an den Stellen der Brustwand, denen kein lufthaltiges Lungengewebe anliegt, oder wenn dieses sich nicht ausdehnt. An der Luftröhre und oberhalb der grossen Bronchien am vierten Brustwirbel hört man das sogenannte bronchiale Athmungsgeräusch, welches man einem harten „ch“ vergleichen kann. Es entsteht durch die Reibung der Luft in den weiten Röhren sowohl während der Inspiration wie der Exspiration.

Diese Geräusche dienen in der Praxis als wichtige diagnostische Zeichen für den Zustand der Lunge. Wenn eine Verdichtung in einer Lungenparthie stattgefunden hat, so schwindet das vesiculäre Athmen an der darüber befindlichen Stelle der Brustwand, und es tritt häufig statt dessen bronchiales auf, wenn ein grösserer Bronchus durch das Gewebe hindurchgeht. Das kommt daher, dass das dichte Gewebe den Schall gut leitet. Das lufthaltige Gewebe dagegen leitet das bronchiale Athmungsgeräusch nicht bis zur Brustwand, weil der Schall an den Wandungen der vielen kleinen Lufträume zahlreiche Reflexionen erleidet.

B. Der Gasaustausch und die chemischen Processe der Athmung.

Der Gasaustausch des Organismus findet zwischen der atmosphärischen Luft und der Lungenluft statt, dann zwischen der Lungenluft und dem Lungenblute und endlich zwischen dem Blute und dem lebenden Gewebe. Die beiden ersten Vorgänge hat man die äussere Athmung genannt, den letzteren die innere Athmung. Die äussere Athmung hat die Aufgabe, die innere beständig zu unterhalten.

1. Die Vorgänge im Lungenhohlraume.

Von Lavoisier (1780) ist es klar erkannt worden, dass der chemische Process der Athmung ein Oxydationsprocess ist, bei welchem der eingeathmete Sauerstoff der atmosphärischen Luft den Kohlenstoff der organischen Substanzen des Körpers zu Kohlensäure oxydirt.

Die eingeathmete atmosphärische Luft hat die Zusammensetzung:

79,15 % N
20,81 % O
0,04 % CO_2

Dieselbe besteht demnach aus etwa 1/5 O, 4/5 N und einer sehr geringen Menge von CO_2. Sie enthält ferner mehr oder weniger Wasserdampf aufgelöst.

Die Exspirationsluft. — Untersuchen wir die ausgeathmete Luft, so finden wir darin eine mehr oder weniger ansehnliche Menge von CO_2 vor, hingegen enthält sie weniger O als die eingeathmete. Sie enthält ferner gewöhnlich eine grössere Menge von Wasserdampf und ist wärmer als die eingeathmete Luft.

Dass die Exspirationsluft eine beträchtliche Menge von CO_2 enthält, lässt sich leicht nachweisen, wenn wir durch ein Glasrohr in ein mit Kalk- oder Barytwasser gefülltes Becherglas ausathmen. Sofort trübt sich die Flüssigkeit durch Ausfällung des Kalkes oder Baryts, während die Durchleitung von reiner atmosphärischer Luft erst nach längerer Zeit eine Trübung hervorbringt.

Die Untersuchung der Exspirationsluft geschieht am einfachsten, indem man dieselbe in ein mit Hg gefülltes Eudiometer einbläst. Man unterwirft die aufgefangene Luftmenge der Gasanalyse nach den von Bunsen eingeführten Methoden. Man liest am Eudiometer die Gasmengen ab und reducirt sie auf gleichen Druck (760 mm oder 1000 mm Hg) und auf gleiche Temperatur (0° C.). Um die CO_2-Menge zu bestimmen, führt man eine an einem Platindraht angeschmolzene Kalikugel ein, welche die CO_2 absorbirt. Nachdem die Kugel herausgezogen und das Volumen der verschwundenen CO_2 abgelesen ist, setzt man H hinzu, etwas mehr als dem enthaltenen O entspricht, und entzündet das Gemenge durch einen elektrischen Funken. Aus dem verschwundenen Volumen berechnet man die O-Menge. Zieht man von dem

gebliebenen Rest die überschüssige H-Menge ab, so erhält man die N-Menge.

Da es schwer ist, beim Einblasen in das Eudiometer die Athemmechanik nicht zu ändern, so erhält man auf diese Weise keine constanten Werthe für die ruhige normale Athmung. Vierordt suchte diesen Uebelstand durch Anwendung seines Anthracometers zu vermeiden. Dasselbe besteht aus einem flaschenförmigen Gefäss *a* (Fig. 46), welches unten offen und oben mit einem Hahn versehen ist; dasselbe wird in eine concentrirte Salzlösung getaucht, welche wenig Gase absorbirt. Die Exspirationsluft kann nun unter geringem Widerstande von oben her eingeblasen werden. Alsdann dient das Gefäss *b* dazu, um die Exspirationsluft aufzufangen, indem man dasselbe mit Salzlösung gefüllt dicht auf *a* aufsetzt. Nach Oeffnung der beiden abschliessenden Hähne steigt die Luft in *b* hinein, und nun wird die mit Kalilauge gefüllte Flasche *c* dicht an *b* angesetzt. Ist auf diese Weise die CO_2 absorbirt, so öffnet man das Gefäss *b* unter Salzlösung und liest an der Theilung des Rohres das verschwundene CO_2-Volumen ab.

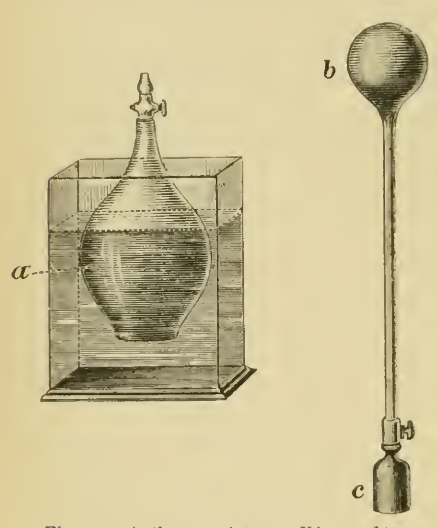


Fig. 46. Anthracometer von Vierordt.

Vierordt hat mit diesem Apparat an sich selbst recht genaue Werthe erhalten, doch bedarf es zu seiner Handhabung einer längeren Uebung.

Leichter ist die Ausführung der Untersuchung an Menschen und Thieren nach der von W. Müller zuerst geübten Methode. Man bedient sich nach dieser der Ventilflaschen, um In- und Exspirationsluft zu trennen. Aus dem Spirometer S^1 geht die Luft bei der Inspiration durch die Inspirationsflasche *i* (Fig. 47) hindurch und wird durch einen Schlauch und das Mundstück *m* der Lunge zugeführt. Der gegabelte Schlauch *g* leitet die exspirirte Luft durch die Exspirationsflasche *e* in das Spirometer S^2, während die Flasche *i* den Rücktritt verschliesst. Statt eines Mundstückes kann man dicht anschliessende Gesichtsmasken verwenden, bei Thieren auch eine in die Trachea eingesetzte Canüle anbringen. Speck hat in neuerer Zeit statt der Flaschen leichter gehende Darmventile angewendet. Man kann auf diese Weise die Menge der eingeathmeten Luft mit der der ausgeathmeten vergleichen und die Zusammensetzung der ausgeathmeten Luft durch Analyse bestimmen.

Die Resultate, welche man nach den genannten Methoden gewonnen hat, sind folgende:

1. Die Zusammensetzung der Exspirationsluft ist abhängig von der Frequenz und Stärke der Athembewegungen.

2. Die Menge der exspirirten Luft ist immer etwas kleiner als die der in gleicher Zeit inspirirten.

3. Bei einer Respiration von normaler Frequenz und Tiefe hat die Exspirationsluft des Menschen etwa folgende Zusammensetzung:

16 % O — 4,4 % CO_2 — 79,6 % N.

Es werden also bei der Athmung auf 100 Volumina Luft 4,8 Volumina O in den Körper aufgenommen und statt dessen 4,4 Volumina CO_2

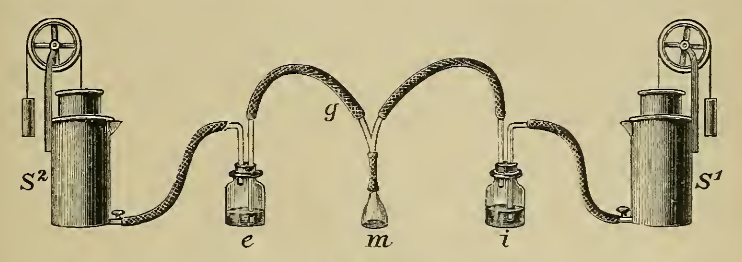


Fig. 47. Athmungsapparat nach W. Müller: S_1 und S_2 Spirometer, *i* Inspirationsflasche, *e* Exspirationsflasche, *m* Mundstück.

ausgeschieden. Die Gesammtmenge des ausgeathmeten N ist dagegen nahezu der eingeathmeten gleich, wie sich dies noch aus anderweitigen Thatsachen ergiebt. Folglich ist die Menge der ausgeathmeten Luft um 0,4 Volumina auf 100 kleiner als die der eingeathmeten. Um die Messung auszuführen, muss man die wärmere ausgeathmete Luft sich auf die Temperatur der eingeathmeten abkühlen lassen.

In der procentischen Zusammensetzung der Exspirationsluft erscheint daher der N-Gehalt vermehrt, etwa um soviel, als das Volumen sich vermindert hat.

Austausch der Gase im Lungenhohlraume. — Der Gasaustausch im Lungenhohlraume beruht hauptsächlich auf der Diffusion der eingeathmeten Luftmenge mit der vorhandenen Lungenluft. Die mechanische Vermischung ist wegen der Enge der Bronchien nur eine geringe.

Man kann nach Ludwig den Lungenhohlraum mit einem flaschenartigen Raume vergleichen, dessen Querschnitt sich vom Halse nach

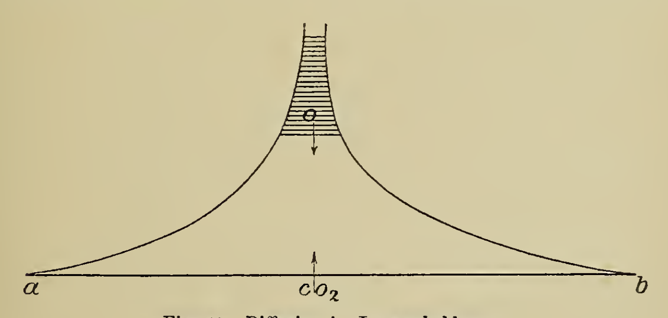


Fig. 48. Diffusion im Lungenhohlraum.

dem Boden zu in starkem Grade erweitert (Fig. 48). Der Boden desselben *ab* stellt die athmende Lungenfläche der Alveolen vor, welche gegen den Querschnitt des Halses, welcher die Trachea vorstellt, eine sehr grosse Ausdehnung besitzt. Ist nun nach einer Inspiration die Luftmenge *o* aufgenommen worden, welche gewöhnlich etwa 1/6 der übrigen Lungenluft beträgt, so tritt eine Diffusion zwischen diesen

Luftmengen ein. Es strömt beständig CO_2 aus den tieferen Lungenschichten nach den höheren und O aus den höheren nach den tieferen Lungenschichten. Bei der Exspiration wird die so veränderte Luft aus den höheren Lungenschichten wieder entfernt. In den tiefsten Lungenschichten, in der Alveolarluft, muss demnach der CO_2-Gehalt am grössten, der O-Gehalt am kleinsten sein. Die Exspirationsluft kann nicht die Zusammensetzung der Alveolarluft besitzen.

Es geht aus dieser Betrachtung hervor, dass die Zusammensetzung der Exspirationsluft in hohem Grade von der Frequenz und Tiefe der Athemzüge abhängig sein muss. Diese Thatsache ist von Vierordt festgestellt worden.

Findet eine Verminderung der Athemzüge bei gleichbleibender Tiefe statt, so ist die Zeit des Gasaustausches in dem Lungenhohlraume zwischen je zwei Athmungen verlängert und der CO_2-Gehalt der Exspirationsluft muss sich vermehren, der O-Gehalt sich vermindern. Wird hingegen zugleich die Respirationsfrequenz gesteigert, so muss der umgekehrte Erfolg eintreten. Vierordt fand:

Athemzüge in 1 Min. von 500 ccm	CO_2-Gehalt der exspirirten Luft	CO_2 in 1 Min.
6	5,6 %	173.6 ccm
12	4,3 „	262,3 „
24	3,3 „	
48	3,0 „	
96	2,7 „	1096,0 „

Die Verminderung des CO_2-Gehaltes sinkt aber nicht in dem Maasse als die Frequenz zunimmt, daher steigt die absolute Menge der in einer Minute ausgeschiedenen CO_2 mit der Frequenz beträchtlich. Bei 12 Athemzügen in der Minute finden wir etwa den normalen CO_2-Gehalt vor.

Selbstverständlich kann die willkürlich veränderte Athemfrequenz nur kurze Zeit fortgesetzt werden.

Wenn hingegen die Athemtiefe bei gleichbleibender Frequenz der Athmung verändert wird, so findet man, dass mit zunehmender Athemtiefe der CO_2-Gehalt der Exspirationsluft abnimmt, weil die aus den tieferen Schichten nach oben diffundirenden CO_2-Mengen sich auf einen grösseren Raum vertheilen. Hingegen ist die Schnelligkeit der Diffusion eine grössere, da die Differenz im Gasgehalt zwischen höheren und tieferen Schichten zunimmt; daher sinkt der CO_2-Gehalt der exspirirten Luft in viel geringerem Maasse als die Tiefe zunimmt. Die absolute Menge der in einer Minute ausgeschiedenen CO_2 nimmt hierbei zu.

Vierordt fand bei 12 Athemzügen in der Minute:

Exspirationsluft	CO_2 Gehalt	CO_2 in 1 Min.
550 ccm	4,5 %	297 ccm
2 . 550 „	4,0 „	
3 . 550 „	3,7 „	
4 . 550 „	3,38 „	897,6 „

Auch diese willkürliche Aenderung der Athemmechanik kann nicht lange Zeit fortgesetzt werden. Die Vermehrung der CO_2-Ausscheidung durch vermehrte Frequenz und Tiefe der Athmungen beruht nur darauf, dass eine stärkere Ventilirung der Lungenluft stattfindet, nicht etwa darauf, dass in dieser Zeit im Körper eine grössere CO_2-Menge producirt wird. Aehnlich verhält es sich mit der Sauerstoffaufnahme. Diese ist nur desshalb bei verstärkter Athmung grösser, weil die Lungenluft und das Blut reicher an O werden, hingegen findet dabei kein stärkerer Verbrauch von O statt. Pflüger hat dies durch Versuche an Thieren bewiesen, bei welchen die Athemmechanik innerhalb grösserer Zeiträume geändert wurde.

Mit den Resultaten von Vierordt stimmen neuere Versuche von Speck überein, welche nach der oben angegebenen Methode angestellt sind. Es wurde in diesen Versuchen die Athemgrösse, d. h. die in einer Minute eingeathmete Luftmenge variirt:

Athemgrösse	Volumen der exspirirten Luft in 1 Min.	Procentische Zusammensetzung der Exspirationsluft			Abnahme des O in der exspir. Luft	Absolute Grösse pro Min.	
		O	N	CO_2		O-Aufnahme	CO_2-Ausscheidung
normal	7527 ccm	16,29	79,49	4,21	4,65	358 ccm	318 ccm
minimal	5833 „	15,50	79,87	4,63	5,45	330 „	269 „
maximal	17647 „	18,29	78,53	3,17	2,66	437 „	560 „

Man sieht, dass durch forcirte Athmung für kurze Zeit die O-Aufnahme sich zugleich mit der CO_2-Ausscheidung vermehrt. Wenn nun darauf eine Periode ungezwungener Athmung folgt, so wird in dieser weniger O aufgenommen und weniger CO_2 abgegeben, als in gleicher Zeit unter gewöhnlichen Bedingungen.

Die Alveolarluft. — Die Sistirung der Athembewegungen bei geschlossenen Luftwegen erhöht continuirlich den Gehalt der Lungenluft an CO_2 und macht sie an O ärmer. Dies geschieht erstens dadurch, dass die Zusammensetzung der Luft im ganzen Hohlraum sich ausgleicht und zweitens durch die beständig stattfindende Aufnahme von O und Abgabe der CO_2 von Seiten des strömenden Blutes. Vierordt fand für den CO_2-Gehalt der exspirirten Luft unter diesen Verhältnissen folgende Zahlen an sich selbst:

bei 20″	Stillstand	. . . . .	4,80 % CO_2
„ 40″	„	. . . . .	5,20 „ „
„ 80″	„	. . . . .	6,44 „ „
„ 100″	„	. . . . .	8,06 „ „

Man kann annehmen, dass nach 100″ ein vollständiger Ausgleich der Lungenluft eingetreten ist, und die Alveolarluft in diesem Falle einen maximalen Gehalt von etwa 8 % CO_2 besitzt. Aehnliche Werthe haben auch Ludwig und Becher erhalten. Für gewöhnlich, bei ruhiger ungestörter Athmung, wird hingegen der CO_2-Gehalt der Alveolarluft beim Menschen ein viel kleinerer sein.

Die Zusammensetzung der Alveolarluft für die normale Athmung lässt sich am Menschen nicht direct ermitteln. Um dieselbe bei Thieren zu bestimmen, was für weitere Fragen des Gaswechsels von

Wichtigkeit ist, hat Pflüger den Lungencatheter (Fig. 49) angewendet. Derselbe besteht aus dem inneren elastischen Rohre *ab*, welches in einem Kautschukrohre *kk* steckt. Das letztere ist bei *e* dicht auf *ab* befestigt und endet in der aufblasbaren Blase *l*. Das Seitenrohr *r* führt zu einem Gummiballon, durch dessen Compression die Blase *l* aufgeblasen werden kann. Der Catheter wird mit dem Ende *b* in einen kleineren Bronchus eingeführt, welcher durch das Aufblasen von *l* abgeschlossen wird, und nach einiger Zeit wird durch das Rohr *ab* Luft aus dem abgeschlossenen Lungenlappen in ein mit Hg gefülltes Rohr eingesogen.

An Hunden wurde ein mittlerer CO_2-Gehalt von 3,5 % und O-Gehalt von 3,6 % in der Alveolarluft gefunden (Wolffberg, Nussbaum).

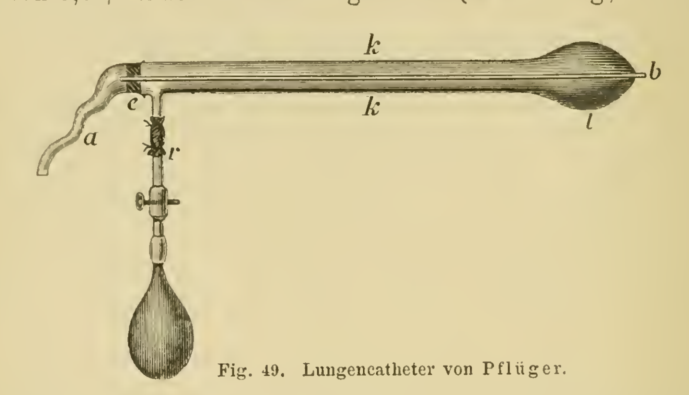


Fig. 49. Lungencatheter von Pflüger.

Diese Zahlen sind für den Menschen durchaus nicht maassgebend, da die Lungenventilation bei Hunden offenbar eine viel stärkere als beim Menschen ist. Wir müssen vielmehr nach obigen Zahlen in den Alveolen des Menschen einen CO_2-Gehalt zwischen 4,3 und 8 % annehmen. Vierordt hat ihn auf 5,44 % geschätzt.

2. Die Blutgase und der Gaswechsel des Lungenblutes.

Der Wechsel der Gase zwischen Blut und Luft findet in den Alveolen der Lunge statt. In Folge dessen geschieht in den Lungencapillaren die Umwandlung des dunklen venösen in das hellrothe arterielle Blut.

Auch ausserhalb des lebenden Körpers nimmt das dunkle venöse Blut durch die Berührung mit der atmosphärischen Luft eine arterielle Farbe an (Lower 1669). Schüttelt man dunkles Blut mit der Luft, so wird es sehr bald hellroth. Priestley (1772), welcher den Sauerstoff entdeckte, zeigte, dass diese Umwandlung auf der Wirkung des Sauerstoffs beruht und dass dieselbe auch durch eine feuchte Membran hindurch stattfindet.

Leiten wir durch dunkles Blut reinen Sauerstoff hindurch, so nimmt dasselbe sehr schnell eine hellrothe Farbe an; leiten wir hingegen N oder H, indifferente Gase, welche keine chemischen Verbindungen mit dem Blute eingehen, hindurch, so bleibt es dunkel; das hellrothe Blut wird durch diese Gase allmählig dunkel gemacht.

Gewinnung der Blutgase. — Um den Gasverkehr der Luft mit dem Blute zu verstehen, war es nothwendig zu untersuchen, welche Gase sich in dem Blute vorfinden und wie sich dieselben zu dem Blute verhalten.

Als man die Gesetze der Absorption von Gasen in Flüssigkeiten kennen gelernt hatte, glaubte man ziemlich allgemein, dass die Gase vom Blute nur durch physikalische Absorption gebunden seien. Man hatte beobachtet, dass man durch das Vacuum der Luftpumpe Gase aus dem Blute entwickeln konnte. Der Physiker Magnus (1845) hat zuerst eine genauere Analyse der durch die Luftpumpe entzogenen Blutgase ausgeführt und gefunden, dass eine erhebliche Menge derselben aus Sauerstoff, eine grössere aus Kohlensäure und eine kleine aus Stickstoff besteht.

Da es sich gezeigt hat, dass die Gewinnung der Blutgase von grosser Wichtigkeit für das Verständniss der Blutathmung ist, so hat man die Methode der Blutentgasung weiter vervollkommnet. Ludwig hat zu diesem Zwecke zuerst das Torricelli'sche Vacuum einer Hg-Luftpumpe angewendet. Dieser Apparat ist von Helmholtz dadurch sehr vereinfacht worden, dass er einen beweglichen Schlauch zwischen den beiden Hg-Behältern anbrachte. Pflüger und andere haben die Hg-Pumpe mannigfach zum Gebrauch modificirt. Die Fig. 50 zeigt den Apparat in einer von Pflüger angegebenen Form: Die Glaskugel R ist der Recipient, welcher luftleer gemacht werden soll; derselbe geht nach unten in ein langes Glasrohr über, welches durch einen beweglichen Gummischlauch mit dem Hg-Gefäss Q verbunden ist; letzteres kann mit Hilfe einer Vorrichtung gehoben und gesenkt werden. Durch den Hahn h^1 kann der Recipient abgeschlossen, mit der äusseren Luft oder mit den übrigen Theilen der Gaspumpe in Verbindung gesetzt werden. Hat man durch Heben von Q den Recipienten mit Hg gefüllt und die Luft nach Aussen getrieben, so entsteht beim Senken von Q unter die Barometerhöhe ein Vacuum in R. Man setzt die übrigen dicht geschlossenen Theile der Pumpe mit R in Verbindung, schliesst bei h^1 ab, und treibt durch Heben von Q die in R eingetretene Luft nach Aussen. Durch mehrmalige Wiederholung dieser Operation wird der ganze Raum der Pumpe luftleer gemacht. Die übrigen Theile der Pumpe bestehen aus dem Blutkolben B, den beiden Schaumgefässen ss, dem Trockenrohre T und dem Barometer b. Die Schaumgefässe können unten durch den Hahn h^2 ab-

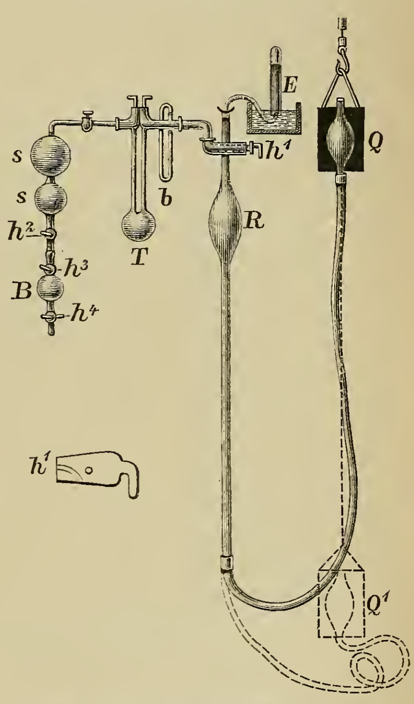


Fig. 50. Quecksilberluftpumpe zur Blutentgasung nach Pflüger.

geschlossen werden, der Blutkolben ist mit den Hähnen h^3 und h^4 versehen. Ist der Blutkolben luftleer gemacht, so werden die Hähne h^2 und h^3 geschlossen und der Blutkolben an einem dazwischen befindlichen Schliff abgenommen. Der Hahn h^4 ist so beschaffen, dass er mit seiner Spitze in ein Gefäss eines lebenden Thieres eingesetzt werden kann. Man lässt das Blut direct in den luftleeren Blutkolben einspritzen und setzt den geschlossenen Kolben wieder an die Pumpe, nachdem man das eingelassene Blut gewogen hat. Nun wird zuerst der Hahn h^2 geöffnet, damit die zwischen h^2 und h^3 eingedrungene Luft entfernt wird. Ist dies durch Auspumpen geschehen, so kann die Entgasung des Blutes beginnen. Es entweichen die Blutgase unter starkem Schäumen, namentlich schnell, wenn man das Blut auf 38—40° C. erwärmt. Der Schaum wird in *ss* aufgefangen. In der Kugel des Trockenrohres befindet sich concentrirte SO_4H_2, welche die Wasserdämpfe der Gase absorbirt. Man treibt nun die in den Recipienten aufgenommenen Gase durch Heben von *Q* in das angesetzte Eudiometer *E* hinein und wiederholt das Auspumpen so lange, bis keine merklichen Gasmengen mehr entweichen.

Sehr schnell nimmt hierbei das Blut eine tief schwarzrothe Farbe an und wird in dünnen Schichten grünlich (Dichroismus).

Vergleicht man nun die Gasmengen, welche man aus arteriellem und venösem Blute gewinnt, so findet man, dass das arterielle Blut mehr O und weniger CO_2, das venöse hingegen mehr CO_2 und weniger O enthält, dass aber beide gleich geringe Mengen von N enthalten.

Die meisten Untersuchungen über den Gasgehalt des Blutes sind von C. Ludwig, Pflüger und ihren Schülern ausgeführt worden. Für das Blut des Hundes finden sich folgende Werthe vor.

100 Volumina Blut enthalten an Gasen, bei 0° C und 1 m Hg-Druck gemessen:

Arterielles Blut	Venöses Blut
16—19 Volumina O	5—11 Volumina O
30—40 „ CO_2	35—45 „ CO_2
1—2 „ N	1—2 „ N

Für verschiedene Thiere weichen die gefundenen absoluten Werthe von einander erheblich ab, sie stehen aber im Allgemeinen in einem ähnlichen Verhältniss zu einander. Für das menschliche Blut liegen nur vereinzelte Angaben vor.

Verhalten des O im Blute. — Obgleich man aus den Versuchen von Magnus schon entnehmen konnte, dass das Blut eine viel grössere Menge von O beherbergt, als ein gleiches Volumen Wasser aufnehmen kann, so glaubte man doch noch eine Zeitlang, dass der O im Blute durch eine physikalische Absorption gebunden sei. Es ist aber der Absorptionscoeffizient des O für Wasser (bei 15° C und 760 mm Hg-Druck) gleich 0,03, d. h. 100 Volumina H_2O absorbiren bei 15° C. und 760 mm Hg-Druck nur 3 Volumina O. Bei Körpertemperatur würden sie noch weniger absorbiren. Es muss also im Blute eine Substanz vorhanden sein, welche den O in viel stärkerem Grade bindet als das Wasser.

Von dieser Ueberlegung ausgehend ist das Verhalten des O zum Blute zuerst von Lothar Meyer (1857) genauer festgestellt worden. Er hat gasfrei gemachtes Blut in einem Bunsen'schen Absorptiometer mit O unter verschiedenem Drucke behandelt und die aufgenommenen Gasmengen gemessen. Hierbei ergab es sich, dass die O-Aufnahme sich nicht nach dem Henry-Dalton'schen Absorptionsgesetz richtet, d. h. nicht proportional dem Drucke erfolgt*). Innerhalb weiter Grenzen erfährt der O-Gehalt des Blutes mit wachsendem Drucke nur geringe Aenderungen. Schon bei geringen Druckwerthen nähert sich der O-Gehalt des Blutes seinem Maximum. Es folgt daraus unmittelbar, dass die Bindung des O im Blute keine physikalische Absorption, sondern eine chemische Bindung ist. Aber diese chemische Bindung ist eine lockere; sie ist nicht ganz unabhängig von dem herrschenden O-Druck und wird aufgehoben, sobald dieser sich dem Werthe Null nähert. Daher kommt es, dass im Vacuum der O des Blutes entweicht und dass das Gleiche geschieht, wenn wir andere Gase hindurchleiten.

Es ist ferner von Lothar Meyer bewiesen worden, dass ausschliesslich die rothen Blutkörperchen des Blutes die Fähigkeit besitzen, den O chemisch zu binden, während in der Blutflüssigkeit nur eine verhältnissmässig kleine Quantität O durch Absorption festgehalten wird. Denn wenn man reines Serum mit O unter verschiedenem Drucke behandelt, so folgt dieses ähnlich dem Wasser genau dem Absorptionsgesetz und nimmt nur geringe Mengen O auf. Das Blut aber kann um so mehr O aufnehmen, je mehr rothe Blutkörperchen es enthält.

Die Farbenänderungen, welche die rothen Blutkörperchen durch Aufnahme und Entziehung des O erfahren, weisen schon darauf hin, dass der rothe Farbstoff, das Hämoglobin, mit dem O eine Verbindung eingeht; dieselbe ist das Oxyhämoglobin (s. S. 39). Nachdem diese Substanz dargestellt war, konnte man die Versuche von Lothar Meyer an den reinen Lösungen derselben wiederholen. Hoppe-Seyler stellte das Oxyhämoglobin in krystallisirtem Zustande her. Es enthalten 100 g dieser Substanz etwa 159 ccm O (gemessen bei 0^0 und 760 mm Hg). Man kann annehmen, dass auf 1 Atom Eisen im Hämoglobin 1 Molekül O kommt.

Die Zerlegung des Oxyhämoglobins im Vacuum ist nach Donders als eine Dissociation aufzufassen, denn sie hängt von dem O-Druck, welcher auf der Verbindung lastet, und von der herrschenden Temperatur ab. Beim Erwärmen entweicht daher der O schnell aus dem Blute. Mit Hilfe des Spektroskops können wir durch Beobachtung der Absorptionsstreifen des Oxyhämoglobins das Entweichen des O aus dem Blute verfolgen, indem wir sehen, dass diese Streifen verschwinden und dem des reducirten Hämoglobins Platz machen (s. S. 40).

Verhalten der CO_2 im Blute. — In derselben Weise ist von Lothar Meyer auch das Verhalten der CO_2 zum Blute untersucht worden. Er hat gasfrei gemachtes Blut in einem Absorptiometer mit CO_2

---

*) Nach dem Henry-Dalton'schen Absorptionsgesetz sind die absorbirten Gewichtsmengen der Gase cet. par. dem Drucke proportional. In Anbetracht des Mariotte'schen Gesetzes bleiben die absorbirten Volumina bei jedem Drucke constant.

unter wechselndem Drucke behandelt und gefunden, dass die Aufnahme der CO_2 zwar auch nicht dem Henry-Dalton'schen Gesetze folgt, dass sie aber in hohem Grade von dem herrschenden CO_2-Drucke abhängig ist. Es ergiebt sich daraus, dass ein Theil der CO_2 des Blutes durch physikalische Absorption, ein anderer durch chemische Affinität gebunden wird.

1 Volumen Wasser absorbirt 1,151 Volumina CO_2 (Absorptionscoefficient bei 11°), hingegen kann 1 Volumen Blut unter gleichen Bedingungen 1,783 Volumina CO_2 binden. Wenn nun das Blut durch physikalische Absorption ebensoviel CO_2 aufnimmt als Wasser, so müssen 0,632 Volumina durch chemische Affinität gebunden sein.

Es ist selbstverständlich das Blut des Lebenden niemals mit CO_2 gesättigt, wie es in den Versuchen von Lothar Meyer der Fall war; aber man darf annehmen, dass auch in jenem ein ähnliches Verhältniss zwischen absorbirter und chemisch gebundener CO_2 besteht. Es würden hiernach etwa $^2/_3$ der CO_2 absorbirt und $^1/_3$ chemisch gebunden sein.

Die CO_2-Bindung findet hauptsächlich im Plasma statt. Man kann mit der Gaspumpe auch aus dem Serum eine erhebliche Menge CO_2 entwickeln. Die letzten CO_2-Quantitäten haften der Flüssigkeit aber sehr hartnäckig an und entweichen nur langsam. Man kann sie schnell austreiben, wenn man eine verdünnte Säure zusetzt. Man findet im Serum sogar eine grössere CO_2-Menge vor als in einem gleichen Volumen Blut, woraus folgt, dass die Blutkörperchen sich in geringerem Grade an der Bindung der CO_2 betheiligen als das Plasma.

Das reine gasfreie Serum verhält sich gegen CO_2 unter verschiedenem Druck ganz ebenso wie das Blut. Ein grosser Theil der CO_2 ist in demselben locker chemisch gebunden; derselbe entweicht daher im Vacuum der Luftpumpe. Dieser Vorgang ist ebenfalls als eine Dissociation aufzufassen. Es sind demnach in dem Plasma des Blutes Substanzen vorhanden, welche die CO_2 locker chemisch binden.

Unter den Salzen des Blutplasmas giebt es einige, welche diese Eigenschaft besitzen. Das einfachkohlensaure Natron nimmt in seinen Lösungen CO_2 auf und bildet doppeltkohlensaures Natron. In dem Vacuum erleidet dasselbe aber eine Dissociation und verwandelt sich wieder in einfachkohlensaures Salz (Lothar Meyer).

$$\underset{\text{Einfachkohlens. Natron}}{CO_3Na_2} + CO_2 + H_2O = \underset{\text{Doppeltkohlens. Natron}}{2NaHCO_3}.$$

Ein anderes Salz von derselben Eigenschaft ist das zweibasisch phosphorsaure Natron, welches mit CO_2 und H_2O das einbasisch phosphorsaure Salz und doppeltkohlensaures Natron bildet (Fernet).

$$Na_2H . PO_4 + CO_2 + H_2O = NaH_2PO_4 + NaHCO_3.$$

Diese Salze sind jedoch in zu geringer Menge im Blute enthalten, um alle chemisch gebundene CO_2 aufnehmen zu können; namentlich das letztere, von welchem ein Theil erst in der Blutasche durch Verbrennung P-haltiger organischer Körper entsteht. Man vermuthet daher, dass organische Substanzen sich an der Bindung der CO_2 betheiligen, besonders Globuline, welche durch CO_2 gefällt werden, und vielleicht das Lecithin.

Man hat demnach im Ganzen drei Portionen CO_2 im Blute an-

zunehmen. Die erste und grösste ist im Blutwasser einfach absorbirt, die zweite ist locker chemisch gebunden, die dritte ist fest chemisch gebunden.

Man hat gegen die Annahme von absorbirter CO_2 im Blute den Einwand erhoben, dass in diesem Falle das Blut nicht alkalisch reagiren könne, weil CO_2-haltiges Wasser Lakmuspapier röthet. Zuntz hat aber beobachtet, dass das Blut seine Reaktion gegen Lakmus auch beibehält, wenn man es vollständig mit CO_2 gesättigt hat, in welchem Falle es auch absorbirte CO_2 enthalten muss. Lakmus zeigt eben nicht in allen Fällen freie Säure an.

Die Grenze zwischen der absorbirten und locker chemisch gebundenen CO_2 scheint keine feste und bestimmbare zu sein. Vermöge der Dissociation kann mehr oder weniger chemisch gebundene CO_2 in absorbirte übergehen, ebenso kann das Umgekehrte eintreten.

Ausserdem üben die rothen Blutkörperchen einen grossen Einfluss auf die Bindung der CO_2 aus. Man hatte nämlich bemerkt, dass die CO_2 aus dem Blute leichter entweicht als aus dem Serum, und doch erhielt man durch fortgesetztes Evacuiren schliesslich aus dem Serum mehr CO_2 als aus einem gleichen Volumen Blut. Ludwig und Schöffer haben nun gefunden, dass wenn man dem Serum die locker gebundene CO_2 entzogen hat und demselben Cruor, d. i. an Blutkörperchen reiches Blut, hinzusetzt, alsdann wieder von Neuem eine reichliche Entwicklung von CO_2 im Vacuum stattfindet. Man erhält dann sehr viel mehr CO_2 als aus dem zugesetzten Cruor gewonnen werden könnte. Die Blutkörperchen wirken daher auf die CO_2 des Serums ähnlich wie eine schwache Säure ein, und diese Wirkung hat man namentlich dem Hämoglobin zugeschrieben, da dieses sich gegen Alkalien auch wie eine schwache Säure verhält. Preyer hat gefunden, dass das Oxyhämoglobin die fester gebundene CO_2 des Serums schneller frei macht als das reducirte Hämoglobin.

Schliesslich ist es Pflüger gelungen, beim Evacuiren des Blutes durch Erwärmen desselben und Trocknen der Gase ziemlich schnell alle CO_2, selbst die fest chemisch gebundene, zu gewinnen. Es entwickelt sich sogar von Neuem CO_2, wenn man zum evacuirten Blute einfach-kohlensaures Natron hinzusetzt. Diese Thatsache spricht ebenfalls dafür, dass das Hämoglobin als Säure wirkt. Doch hat Hoppe-Seyler den Einwand erhoben, dass in diesem Falle Zersetzungen in den Blutkörperchen auftreten könnten, welche mit Säurebildung verbunden wären.

Die rothen Blutkörperchen betheiligen sich auch selbstständig an der Bindung der CO_2, wenn auch in viel geringerem Maasse als das Plasma. Al. Schmidt hat festgestellt, dass ein Volumen Serum mehr CO_2 enthält als ein Volumen Blut. Nun befinden sich in einem Volumen Blut etwa 0,32 Volumina Blutkörperchen und 0,68 Volumina Serum. Wenn in den Blutkörperchen keine CO_2 enthalten wäre, so müsste die CO_2-Menge des Serums zu der des Blutes sich wie 1 : 0,68 verhalten. In Wirklichkeit aber ist das Verhältniss 1 : 0,8—0,9, woraus folgt, dass auch die Blutkörperchen CO_2 beherbergen müssen. Von Zuntz ist alsdann gezeigt worden, dass dieser Antheil der CO_2 nicht nur von dem Wasser der Blutkörperchen einfach absorbirt wird, sondern dass letztere auch die Fähigkeit haben, CO_2 chemisch zu binden.

Er leitete Luft mit CO_2 durch Cruor und fand, dass dieser sehr viel mehr davon aufnimmt als eine gleiche Menge Serum. Zieht man von den aufgenommenen CO_2-Quantitäten die in einem gleichen Volumen H_2O absorbirten Mengen ab, so erhält man für die chemisch gebundene CO_2-Menge beträchtliche Werthe, welche mit dem Procentgehalt der durchgeleiteten Luft an CO_2 steigen und bei 10 % schon ein Maximum erreichen. In letzterem Falle enthält das Serum 26,9 %, der Cruor aber 64,9 % chemisch gebundener CO_2. Ein so hoher CO_2-Werth kommt zwar im lebenden Blute nicht vor und könnte nur bei Vergiftungen mit CO_2 auftreten, doch ist es sehr wahrscheinlich, dass auch bei normaler CO_2-Menge im Blute die Blutkörperchen einen Theil derselben chemisch binden. Welche Substanzen in ihnen aber dies vermögen, ist nicht bekannt.

Der CO_2-Gehalt des Blutes hat auf die Farbe desselben keinen merklichen Einfluss. Wenn man dem entgasten CO_2-freien Blute O zuführt, so nimmt es arterielle Färbung an. Oder wenn man zu O-haltigem Blut CO_2 zusetzt, so wird es dadurch nicht dunkler, so lange es keinen O verliert. Die Abgabe der CO_2 in der Lunge hat daher auf die Farbenänderung daselbst keinen Einfluss.

Der Stickstoff des Blutes. — Der Stickstoff des Blutes ist in demselben nur absorbirt enthalten. Man findet darin die gleiche N-Menge vor, als das Blutwasser cet. par. aufnehmen würde. Bringt man entgastes Blut mit N unter verschiedenem Drucke in Berührung, so folgt dessen Aufnahme nach den Versuchen von Lothar Meyer genau dem Henry-Dalton'schen Absorptionsgesetze. Es findet sich daher der N immer nur in kleinen Mengen im Blute vor, da sein Absorptionscoefficient nur ein geringer (0,015) ist. Der N spielt bei der Athmung überhaupt eine indifferente Rolle, da er im Körper wegen seiner geringen Affinität keine chemischen Processe einleiten kann. Ebensowenig kennen wir irgend einen chemischen Process im Körper, bei welchem sich freier N bilden könnte. Also ist die Annahme berechtigt, dass die kleinen Schwankungen im N-Gehalte des Blutes nur von Aenderungen der Absorption des atmosphärischen N herrühren, und dass durch die Lungenathmung innerhalb einer längeren Beobachtungszeit ebensoviel N aufgenommen als abgegeben wird. Die Angaben über Assimilirung oder Ausscheidung grösserer Mengen von gasförmigem N werden bei der quantitativen Bestimmung der Gesammtathmung besprochen werden.

Die O-Aufnahme. — Lavoisier glaubte, dass der eingeathmete O in der Lunge eine C-haltige Substanz des Blutes verbrenne und daselbst CO_2 bilde. Man sprach daher lange Zeit von einer sog. Decarbonisirung des Blutes und verlegte die Oxydationsprocesse und die Entstehung der thierischen Wärme in die Lunge. Auch Davy war noch derselben Ansicht.

Die Untersuchung der Blutgase aber hat gelehrt, dass diese Ansicht eine irrige war. Der vom Blute in den Lungen aufgenommene O wird keineswegs daselbst zu festeren Oxydationen verwendet, sondern im Oxyhämoglobin mit dem arteriellen Blutstrom den Geweben zugeführt. Ebensowenig wird die in der Lunge ausgeschiedene CO_2 daselbst erzeugt, sondern der Lunge mit dem Blutstrom zugeführt.

Man muss selbstverständlich hierbei von dem O-Verbrauch und

der CO_2-Bildung in dem Lungengewebe selbst absehen, das sich in dieser Beziehung wie jedes andere Gewebe verhält. Der hierzu erforderliche O wird der Lunge vornehmlich durch die Bronchialarterien geliefert.

Wenn aus der Alveolarluft in das Capillarblut der Lunge O eintreten soll, so muss nach den Gesetzen der Diffusion der Partialdruck des O in der Alveolarluft grösser sein als im Lungenblute. So lange dies der Fall ist, wird O durch die Capillarmembranen in das Blut eindringen. Da nun in diesem der O von dem Hämoglobin chemisch gebunden wird, so kann in dem Plasma immer nur ein geringer O-Druck herrschen. Hingegen wird durch die Athmung die Alveolenluft beständig mit frischem O versehen, so dass der Druck desselben einen ansehnlichen Werth behalten muss. Bei normal athmenden Hunden sind von Wolffberg mit Hilfe des Lungencatheters 3,6 % O in der Alveolarluft gefunden worden, d. h. beim mittleren Barometerdruck eine Sauerstoffspannung von

$$\frac{3{,}6 \cdot 760}{100} = 27{,}4 \text{ mm Hg.}$$

Diese Spannung wird aber während des Lebens mannigfachen Schwankungen unterworfen sein.

Die chemische Bindung des O im Blute ist für den Organismus von der grössten Bedeutung. Vermöge derselben kann das Blut der Säugethiere etwa 10- bis 15mal mehr O beherbergen als ein gleiches Volumen H_2O. Die Schnelligkeit der Stoffwechselvorgänge ist direct von der O-Menge abhängig, welche den Geweben zur Verfügung steht. Bei niederen wirbellosen Thieren geschieht die O-Aufnahme wahrscheinlich nur durch Absorption in der Blut- oder Ernährungsflüssigkeit; daher gehen die Stoffwechselvorgänge bei ihnen im Allgemeinen träge und langsam vor sich. Indessen ist in dem Blute der Crustaceen und Cephalopoden von Frédéricq ein blauer Farbstoff (Hämocyanin) gefunden worden, welcher O bindet. Doch hat erst die Entwicklung der rothen Blutkörperchen bei den Wirbelthieren eine höhere Lebhaftigkeit des Stoffwechsels möglich gemacht. Die Fische sind im Stande, aus dem Wasser den O in hinreichender Menge zu entnehmen, obgleich dieser nur in geringer Menge darin gelöst ist, und zwar vermöge der chemischen Bindung desselben im Kiemenblute. Je mehr Blut und Hämoglobin im Körper vorhanden ist, desto grösser

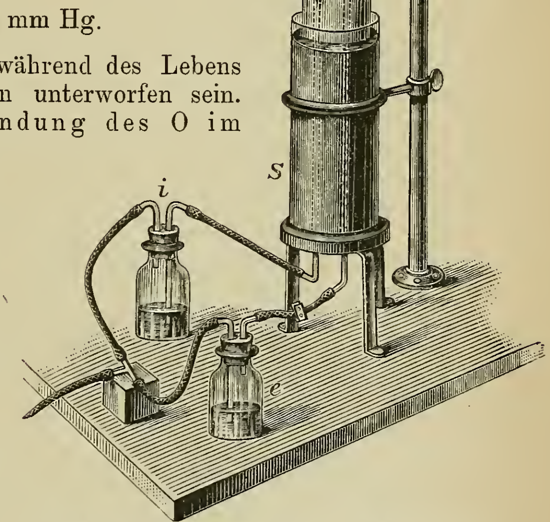


Fig. 51. Athmungsversuch von W. Müller: *S* Spirometer, *i* Inspirationsflasche, *e* Exspirationsflasche.

ist der angesammelte O-Vorrath desselben. Damit steht es auch im Zusammenhange, dass Säugethiere und Vögel eine grössere Wärmemenge als Fische und Amphibien zu erzeugen vermögen.

In Folge der chemischen Bindung des O im Blute kann der Organismus auch in einer Luft leben, welche viel weniger O enthält als die atmosphärische. Würde die O-Aufnahme eine reine Absorption sein, so würde sie sich der O-Abnahme in der Luft proportional vermindern. Dies geschieht aber innerhalb weiter Grenzen des O-Gehaltes der Luft nicht in erheblichem Maasse. Thiere, in einen abgeschlossenen Raum gebracht, verzehren fast allen darin enthaltenen O, bevor der Erstickungstod eintritt.

Wilhelm Müller hat über diesen Gegenstand genauere Versuche angestellt. Man verbindet die Trachea eines Thieres dicht mit einem kleinen Spirometer und lässt die Luft aus diesem ein- und wieder in dasselbe zurückathmen. Damit die Mischung der Luft eine vollständige wird, geht die inspirirte Luft durch ein Rohr und eine Ventilflasche zur Trachea, und die exspirirte durch eine zweite Ventilflasche und ein anderes Rohr wieder in das Spirometer zurück, wie es die umstehende Fig. 51 zeigt. Das Thier athmet aus dem verhältnissmässig kleinen Raume mehrere Minuten ungestört. Erst wenn der O-Gehalt des Raumes auf etwa 14 % gesunken ist, beginnt Athemnoth (Dyspnoe), in verstärkter Athembewegung bestehend. Schliesslich geht diese in Erstickungserscheinungen über, nach welchen der Tod eintritt. Untersucht man die Zusammensetzung der zurückgebliebenen Luft, so findet man darin etwa 3 % O vor. Es häuft sich in dem Raume auch die ausgeschiedene CO_2 an, welche zum Zustandekommen der Erstickung mit beiträgt. Ein Kaninchen kann aus einem Raume von etwa 500 ccm Luft 10—15 Minuten athmen, bevor der Tod eintritt.

Die CO_2-Abgabe. — Gleichzeitig mit der O-Aufnahme erfolgt in den Lungen auch die Ausscheidung der CO_2.

So lange man die Gase des Blutes als physikalisch absorbirt ansah, konnte man die Ausscheidung der CO_2 in der Lunge nur als eine Diffusion betrachten. Etwas complicirter erschien die Sache, als man erfuhr, dass ein grosser Theil der CO_2 auch chemisch gebunden sei.

Wenn die Abgabe der CO_2 nur durch Diffusionskräfte geschieht, so muss die CO_2-Spannung im venösen Blute grösser sein als in der Alveolarluft. Man untersuchte daher die Spannung der CO_2 im venösen Blute, indem man dasselbe gegen einen abgesperrten Raum abdunsten liess (Holmgren). Man kannte aber den CO_2-Gehalt der Alveolarluft bei normaler Athmung nicht genügend, um einen Vergleich anzustellen. Man kannte nur den maximalen CO_2-Gehalt der Exspirationsluft nach längerem Anhalten der Athmung, der beim Menschen 7—8 % beträgt, was einer Spannung der CO_2 von 57 mm Hg entspricht. Auffallend war es nun, dass man selbst im Erstickungsblute von Thieren nur Werthe von etwa 38 mm Hg für die CO_2-Spannung vorfand, und daher glaubte man eine Zeit lang, dass bei der Abgabe der CO_2 noch andere Kräfte als die Diffusion eine Rolle spielten.

Indessen hat der Vorgang durch die Untersuchungen von Pflüger und seinen Schülern eine befriedigende Erklärung gefunden. Es wurde mit dem oben (S. 136) beschriebenen Lungencatheter der CO_2-Gehalt

der Alveolarluft bei dem normal athmenden Thiere bestimmt. Derselbe beträgt bei Hunden 3,56 %. Die CO_2-Spannung in der Alveolarluft würde daher beim Druck einer Atmosphäre gleich 3,56 . 7,6 = 27 mm Hg sein. Es wurde ferner durch eine genauere Methode, als es bisher möglich war, die CO_2-Spannung des venösen Herzblutes ermittelt. Dies geschah mit Hilfe des Aërotonometers (Fig. 52). Dasselbe besteht aus zwei vertikal gestellten Röhren *R*, welche oben durch ein T-Rohr *a* verbunden sind und unten in Glasröhren *b* enden, die unter Hg tauchen. Vor dem Versuch werden die Röhren mit Stickstoff gefüllt und durch die Hähne *h* abgesperrt; der einen setzt man etwas mehr, der anderen etwas weniger CO_2 zu, als der erwarteten Spannung des Blutes entspricht. Das Blut wird mit einem Catheter aus den Hohlvenen des

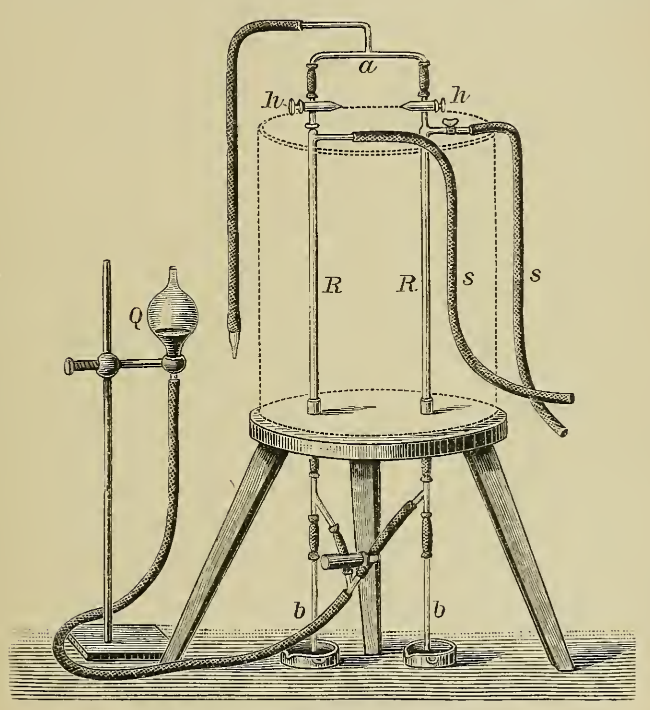


Fig. 52. Aërotonometer von Pflüger.

lebenden Thieres durch *a* in die Röhren eingeleitet. Die doppelt durchbohrten Hähne *h* gestatten die Verdrängung der in *a* bis *h* befindlichen Luft, und während das Blut langsam an den Wänden der Röhren herabströmt, gleicht sich die Spannung seiner Gase mit der des Raumes aus. In dem einen Rohre wird etwas CO_2 vom Blut abgegeben, in dem anderen etwas aufgenommen werden. Mit Hilfe der Seitenröhren *ss* kann man durch das Hg-Druckgefäss *Q* die Gase in Eudiometer überfüllen.

Man fand nun, dass der CO_2-Gehalt des Raumes im Aërotonometer 5,4 % betrug, woraus sich die CO_2-Spannung des venösen Herzblutes zu 5,4 . 7,6 = 41 mm Hg ergiebt. Es geht aus diesen Messungen hervor, dass bei normaler Athmung die Differenz der CO_2-

Spannungen (5,4 minus 3,56 % des herrschenden Druckes) **vollkommen ausreicht**, um die Abgabe der CO_2 in den Lungen **durch Diffussionskräfte allein zu bewirken**.

Es wird bei der Athmung diese Differenz durch den Einfluss des aufgenommenen Sauerstoffes noch erhöht. Wenn man die Aërotonometerröhren mit O versieht, so findet man immer etwas höhere CO_2-Spannungen im Blute vor, als gegen reinen N. Dies stimmt mit den Angaben von Preyer überein, nach denen das Oxyhämoglobin als schwache Säure die fester gebundene CO_2 in lockere verwandelt.

Für die CO_2-Spannung im arteriellen Blute findet man selbstverständlich geringere Werthe vor als im venösen. Wenn der Ausgleich der Spannungen in der Lunge ein vollkommener ist, so sollte man erwarten, die CO_2-Spannung des arteriellen Blutes gleich der der Alveolarluft zu finden. Da aber die CO_2-Spannung der Alveolarluft bei der Absperrung mit dem Lungencatheter allmählig bis zur CO_2-Spannung des venösen Blutes ansteigen muss, so erscheint die erstere immer zu gross. Die CO_2-Spannung des arteriellen Blutes, welche etwa zu 2,8 % bei Hunden gefunden worden ist, ist daher als die eigentliche CO_2-Spannung der Alveolarluft anzusehen.

Es steht mit diesen Zahlen, welche durch Versuche an Hunden gewonnen sind, keineswegs im Widerspruch, dass die CO_2-Spannung in der Exspirationsluft des Menschen viel höhere Werthe zeigt. Vielmehr geht daraus nur hervor, dass wir auch für die CO_2-Spannungen des menschlichen Blutes höhere Werthe anzunehmen haben, und dies steht, wie schon oben bemerkt, damit im Zusammenhange, dass die Lungenventilation beim Hunde viel stärker ist als beim Menschen. Obige Zahlen haben daher nur relative Bedeutung. Im Princip muss der Vorgang auch beim Menschen ein gleicher sein. Wenn daher die Exspirationsluft nach Anhalten des Athems 7—8 % CO_2 enthält, so muss auch die CO_2-Spannung des Blutes in diesem Falle auf eine entsprechende Höhe gestiegen sein. Es kommt hierbei aber noch in Betracht, dass die vom Lungengewebe producirte CO_2 sich im Hohlraum der Lunge ansammelt und die Spannung erhöht; denn in jedem abgesperrten Luftraume im Körper steigt die CO_2-Spannung über die des venösen Blutes (S. 149).

3. Der innere Gaswechsel.

Das in den Lungen arteriell gewordene Blut wird durch den Blutstrom den Geweben der Organe zugeführt und verwandelt sich in deren Capillaren in venöses. Auf dem Wege bis zu den Capillaren verändert sich das arterielle Blut nur in geringem Grade. Das aus kleinen Arterien gewonnene Blut zeigt nahezu noch denselben O-Gehalt als das Blut des linken Herzens. Innerhalb des Capillarstroms dagegen verliert das Blut in einer ziemlich kurzen Zeit von wenigen Sekunden eine beträchtliche Menge von O und wird erheblich reicher an CO_2.

Der an diesem Orte stattfindende Gaswechsel, welchen man den „inneren“ genannt hat, beruht auf einem Verkehr zwischen dem Blute und den Geweben, bei welchem Diffusionen und chemische Processe eine wesentliche Rolle spielen.

Bei dem Vorgange der inneren Athmung nehmen die Gewebe den O aus dem Blute auf und erzeugen durch einen Oxydationsprocess CO_2, welche sie wieder an das Blut abgeben.

Gewebsathmung. — Es ist schon durch ältere Versuche nachgewiesen worden, dass es eine selbstständige Gewebsathmung giebt, welche unabhängig vom Blutstrome vor sich geht. Spallanzani brachte Gewebsstücke eines eben getödteten Thieres in einen abgesperrten Luftraum und beobachtete, dass sich darin der O verminderte und CO_2 anhäufte. Diese Versuche sind von Valentin, G. v. Liebig, L. Hermann und Paul Bert mannigfach variirt und erweitert worden. Die Stärke der Gewebsathmung hängt unter diesen Umständen von der Grösse der Berührungsfläche wesentlich ab. Sie ist daher an unverletzten Organen eine sehr langsame, dagegen eine ziemlich lebhafte, wenn man die Gewebe zerkleinert. Sie steigt ferner mit der Zunahme der Temperatur und besitzt nach den Versuchen von Regnard etwa bei 40° C. ein Maximum. Die verschiedenen Gewebe verhalten sich nach P. Bert nicht gleich, sondern es besitzen diejenigen, welche einen lebhafteren Stoffwechsel haben, wie der Muskel, auch eine lebhaftere Gewebsathmung. Die ausgeschiedenen CO_2-Mengen sind gewöhnlich viel grösser als die aufgenommenen O-Mengen, im Gegensatze zu dem Verhalten des Gesammtorganismus. Dies kann nicht auffallend erscheinen, da die CO_2 nicht nur aus dem aufgenommenen O entsteht, sondern zum grössten Theil aus dem während des Lebens in dem Gewebe assimilirten O gebildet wird. Der O der Luft kann aber durch Diffusion nur langsam in das Gewebe dringen. Darum nehmen unverletzte Organe nur wenig O auf. Aus den Geweben kann man niemals freien O gewinnen, wenn sie ganz blutfrei sind. L. Hermann hat aus dem blutfreien Muskelgewebe durch das Vacuum beträchtliche Mengen CO_2 entwickelt, aber keinen O erhalten. Es befindet sich daher der O in den Geweben in einer chemischen Bindung, welche durch das Vacuum nicht mehr zerlegt wird. Die Bindung des O wird unter Spaltung complicirter Moleküle eine immer festere und führt schliesslich zur Bildung der CO_2 und anderer Oxydationsproducte. Dieser Vorgang des Stoffwechsels ist folglich als ein oxydativer Spaltungsprocess zu betrachten.

Die Oxydationsprocesse des thierischen Organismus gehen nicht in dem Blute, sondern in den lebenden Zellen der Gewebe vor sich.

Dieser Satz ist in neuerer Zeit von Pflüger durch mannigfache Betrachtungen und Untersuchungen sicher festgestellt worden. Die Gewebe der blutführenden Organismen verhalten sich principiell in ihrem Stoffwechsel ganz ebenso, wie die einfachsten blutlosen Organismen. Ein- oder mehrzellige einfache Organismen, in denen man keinen circulirenden Körpersaft vorfindet, haben überhaupt nur eine Gewebsathmung, indem sie aus dem umgebenden Medium, dem Wasser oder der Luft, den O aufnehmen und CO_2 an dasselbe abgeben. Auch bei den mit Tracheen athmenden Insecten findet nur eine Gewebsathmung statt, indem den Gewebselementen durch die Tracheen die Luft direct und nicht erst durch Vermittlung des Blutes zugeführt wird.

Die O-Abgabe des Blutes. — Bei den mit Athmungs- und

Circulationsorganen ausgestatteten Thieren wird die Gewebsathmung durch die Entwicklung des Capillarsystems in hohem Grade erleichtert, denn es geht hier der Gasaustausch auf der grossen Fläche des Capillarnetzes vor sich.

Der O des Blutes tritt vermöge der Diffusion durch die Capillarmembran in die Parenchymflüssigkeit ein und wird durch chemische Affinitäten des lebenden Protoplasmas der Zellen gebunden. Die Gewebe wirken daher auf das Oxyhämoglobin ähnlich wie das Vacuum der Luftpumpe ein. Der O-Druck wird in den Geweben immer auf der Grenze Null erhalten, so dass in dem Capillarblute eine beständige Dissociation des Oxyhämoglobins stattfindet.

Die CO_2-Aufnahme des Blutes und der Ort der CO_2-Bildung. — Wenn in Folge der oxydativen Spaltung in den Geweben sich CO_2 bildet, so muss die Spannung derselben in den Geweben so hoch steigen, dass sie vermöge der Diffusion in das Capillarblut eintritt.

Es ist gegen diese Anschauung über den Vorgang der inneren Athmung von Ludwig und seinen Schülern die Ansicht aufgestellt worden, dass die Verzehrung des O und die Production der CO_2 vornehmlich in dem Blutstrome und nicht in den Geweben stattfinden. Dagegen spricht schon die einfache Thatsache, dass wenn man oxydable Substanz, z. B. Zucker oder milchsaures Natron, dem arteriellen Blute zusetzt, dieselben darin nicht oxydirt werden, während diese Substanzen im lebenden Organismus sehr schnell der Verbrennung anheimfallen. Es ist demnach der Contakt der oxydabeln Substanzen mit dem lebenden Gewebe erforderlich, um die Spaltungs- und Oxydationsprocesse des Stoffwechsels einzuleiten. Allerdings ist nachgewiesen worden, dass auch im Blute in geringem Maasse Oxydationen stattfinden können, jedoch gehen dieselben sehr langsam vor sich. Arterielles Blut, selbst bei Körpertemperatur aufbewahrt, bleibt sehr lange hellroth und verzehrt erst nach Tagen seinen O-Vorrath, wobei sich bereits Fäulnisserscheinungen einstellen, d. h. Entwicklung niederer Organismen, welche O verbrauchen. Schneller geschieht die O-Zehrung im venösen Blute, wenn man dasselbe mit O gesättigt hat. Alexander Schmidt hat gefunden, dass man nicht die ganze zugesetzte O-Menge aus dem venösen Blute durch Entgasung wieder erhalten kann, wenn man es damit geschüttelt hat. Am grössten ist die O-Zehrung im Erstickungsblute und im Blute tetanisirter Muskeln. Aber dieselbe ist verschwindend klein gegenüber dem O-Verbrauch, der innerhalb der lebenden Organe stattfindet. Man könnte diese O-Zehrung im Blute dadurch erklären, dass geringe Mengen leicht oxydabler Substanzen durch Diffusion aus den Geweben in das Blut übertreten; da man indess solche Körper bisher nicht nachgewiesen hat, so ist es wahrscheinlicher, dass die geringe O-Zehrung des Blutes durch die lebenden Zellen desselben, die Blutkörperchen und namentlich die farblosen, hervorgebracht wird. Das Blut ist somit als ein circulirendes Organ zu betrachten, das selbst einen geringen eigenen Stoffwechsel besitzt, hauptsächlich aber den anderen Organen als Vermittler ihres Stoffwechsels dient.

Die CO_2-Spannung der Gewebe. — Man hat sich bemüht, zu entscheiden, an welchem Orte die CO_2-Bildung stattfinde, indem man untersuchte, wie gross die CO_2-Spannung in den Geweben gegenüber

der des venösen Blutes sei. Wenn die CO_2 aus den Geweben in das Capillarblut eintreten soll, so muss die CO_2-Spannung in den Geweben sich höher erweisen als im Blute. Da man nun die Parenchymflüssigkeit der Gewebe nicht unmittelbar gewinnen kann, so hat man statt dessen die Lymphe der Untersuchung unterworfen, welche aus der Parenchymflüssigkeit stammt. Ludwig und seine Schüler (Hammarsten und Andere) haben gefunden, dass die Lymphe neben wenig O und N eine erhebliche Menge CO_2 enthält, welche in ihr in ähnlicher Weise wie im Blute gebunden ist. Die CO_2-Spannung der Lymphe fanden sie zwar grösser als die des arteriellen, doch kleiner als die des venösen Blutes vor. Sie glaubten daher, daraus schliessen zu dürfen, dass die CO_2 aus dem Blute in die Gewebe und Lymphe eintrete und dass im Blute der Ort der CO_2-Bildung sei.

Pflüger hat indess nachgewiesen, dass diese Schlussfolgerung nicht berechtigt war. Die Lymphe, welche man aus grossen Lymphgefässstämmen gewinnt, ist nicht der Parenchymflüssigkeit gleich zu setzen. Vielmehr muss die Lymphe in den grossen Gefässen CO_2 verlieren, durch Abgabe an das CO_2-arme Bindegewebe und an das arterielle Blut. Die CO_2-Spannung in den Geweben hat Pflüger desshalb auf anderem Wege ermittelt, indem er die CO_2-Spannung in Flüssigkeiten und Secreten untersuchte, welche, in Höhlen eingeschlossen, ihre Gasspannungen mit denen des umgebenden Gewebes völlig ausgleichen müssen. Auch diese Flüssigkeiten, Harn, Galle, Speichel und seröse Flüssigkeiten enthalten viel CO_2, und ihre Kohlensäurespannung, welche zwischen 50—70 mm Hg beträgt, ist grösser als die des venösen Blutes (41 mm Hg). Pflüger hat ferner die CO_2-Spannung in einem von Geweben dicht umgebenen Luftraum, z. B. in einer abgebundenen Darmschlinge, gemessen und auch in diesem einen höheren Werth (58 mm Hg) als im venösen Blute vorgefunden.

Schliesslich ist von Pflüger und Oertmann gezeigt worden, dass ein Frosch, welchem man alles Blut durch verdünnte ClNa-Lösung aus dem Körper entfernt hat, in den ersten 24 Stunden fast ebenso viel O verbraucht und CO_2 producirt als ein normales Thier. Dass in diesem Falle die Oxydationsprocesse in den Blutgefässen stattgefunden hätten, wird nicht behauptet werden können. Bei dem geringen Stoffwechsel des Frosches genügte in dieser Zeit die Menge des in der Kochsalzlösung absorbirten O, um die Oxydationen in den Geweben zu unterhalten.

Theorie der thierischen Oxydation. — Man hat sich die Frage vorgelegt, wie es kommt, dass der eingeathmete O im lebenden Körper Oxydationen einzuleiten vermag, welche ausserhalb desselben unter gleichen Temperaturbedingungen nicht eintreten. Wir haben schon erwähnt, dass weder Zucker oder andere verbrennliche Körper, Milchsäure u. s. w., noch weniger Eiweisse, zum Blute zugesetzt, der Zersetzung unterliegen, so lange keine Fäulniss auftritt. Eine Zeitlang glaubte man, dass der aus dem Oxyhämoglobin austretende O sich in Ozon verwandle und dadurch leicht auf oxydirbare Substanzen einwirke. Schönbein hatte gefunden, dass der Blutfarbstoff, wie viele andere thierische und pflanzliche Substanzen, ein sog. Ozonüberträger ist, d. h. aus ozonhaltigen Flüssigkeiten, z. B. dem mit Luft geschüttelten

Terpentinöl, das Ozon auf gewisse Reagentien, wie Jodkaliumstärke oder Guajakharztinctur, überträgt. Es konnte aber nicht nachgewiesen werden, dass der im Blute enthaltene O die Eigenschaft des Ozons annehme, ebenso wenig konnte man in den Geweben selbst Ozonreaktionen feststellen.

Es ist jedoch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass der O im Contakt mit dem lebenden Protoplasma die Eigenschaften des aktiven O annimmt und daher sofort festere Verbindungen eingeht.

Stärke der O-Zehrung in den Geweben. — Die Stärke und Schnelligkeit der O-Zehrung in den Geweben des lebenden Körpers ist von Vierordt in folgender Weise untersucht worden. Es wird ein Finger mit starkem Lichte durchleuchtet, und die Absorptionsstreifen des O-Hämoglobins werden darin spektroskopisch wahrgenommen. Durch Abschnürung des Fingers mit einem Gummibande kann man den Blutstrom unterbrechen und die Reduction des Blutes spektroskopisch beobachten. Dieselbe geht innerhalb weniger Minuten vor sich, und erfolgt unter verschiedenen physiologischen Zuständen mit ungleicher Geschwindigkeit. Sie erfolgt des Morgens am langsamsten, ist nach der Mittagsmahlzeit am schnellsten, und wird durch höhere Temperatur beschleunigt.

Vergleichende Versuche über den Gasgehalt des Venenblutes verschiedener Organe unter gleichen Bedingungen würden über die Stärke des Gaswechsels in ihnen Aufschluss geben. Aber es hängt dieser Vorgang auch von der Geschwindigkeit des Blutstromes ab, welcher grossen Schwankungen unterliegt. Es ist indess von Bernard festgestellt, dass das durch den Muskel fliessende Blut während seiner Thätigkeit dunkler wird als in der Ruhe; es verliert mehr O und nimmt mehr CO_2 aus dem Muskel auf (Ludwig und Scelkow).

Man kann die Stärke der O-Zehrung der Gewebe auch nach dem Tode vergleichen, wenn man dieselben anstatt mit Luft mit Blutlösungen in Berührung bringt (Bernstein). Zerkleinerte Mengen des frischen Gewebes in geschlossenen Fläschchen mit abgemessenen Blutlösungen digerirt, reduciren das Hämoglobin in gewissen, ziemlich kurzen Zeiten, die unter constanten Bedingungen ziemlich constant bleiben, während die reine Blutlösung lange (24 Stunden) O-haltig bleibt. Es stellt sich bei einer Vergleichung verschiedener Gewebe eine deutliche Reihenfolge heraus. Nach der Schnelligkeit der O-Zehrung geordnet findet man die Reihe: Nierenrinde, quergestreifter Muskel, Leber, Pankreas, Gehirn, Lymphdrüse, Fettgewebe, Magenschleimhaut, glatter Muskel, Speicheldrüse, Haut.

Versuche dieser Art bestätigen auch die Ansicht, dass die O-Zehrung nicht in dem Blut oder der Gewebsflüssigkeit, sondern innerhalb des lebenden Protoplasmas vor sich geht. Wenn man frische zerkleinerte Muskelsubstanz einige Zeit mit 0,6%iger ClNa-Lösung behandelt und die hiervon abfiltrirte Flüssigkeit ohne Luftzutritt (damit keine Oxydation eintrete) mit Blutlösung mischt, so findet keine Reduction derselben statt. Es können also keine reducirenden Substanzen aus dem Gewebe in die Flüssigkeit getreten sein.

4. Die Grösse des Gaswechsels.

Um die Quantitäten der aufgenommenen und abgegebenen Gasmengen zu messen, hat man sich verschiedener Methoden bedient. Man muss aber bei diesen Untersuchungen bedenken, dass der Gaswechsel des Körpers nicht nur durch die Lunge, sondern auch zum Theil durch die Haut und den Darm bewirkt wird.

Haut- und Darmathmung. — Bei niederen Thieren ohne Athmungsorgane geschieht die Athmung nur durch die Haut. Bei den nackten Amphibien ist die Hautathmung sehr bedeutend; das aus den Hautvenen zurückfliessende Blut ist hellroth gefärbt. Regnault und Reiset fanden, dass ein der Lungen beraubter Frosch einen ebenso grossen Gaswechsel hat wie ein normales Thier.

Beim Menschen, den Säugethieren und Vögeln ist die Hautathmung eine unbedeutende. Man hat Personen in einen dichten Behälter oder Kautschukbeutel gesetzt und sie durch ein Rohr von Aussen athmen lassen (Scharling). Neuere Versuche von Aubert haben ergeben, dass der Erwachsene in 24 Stunden etwa 2,3—6,4 g CO_2 ausscheiden würde. Eine sehr geringe O-Aufnahme durch die Haut haben ältere Beobachter gefunden. Hingegen ist die Ausscheidung des Wasserdampfes durch die Haut eine sehr bedeutende. Diese wichtige Funktion kommt aber hauptsächlich den in der Haut befindlichen Schweissdrüsen zu. Ob sich die ganze Hautfläche bei den gasförmigen Ausscheidungen betheiligt, ist nicht entschieden. Man nennt diesen Vorgang auf der Haut auch die Perspiration derselben.

Auch durch den Darm können Gase aufgenommen und ausgeschieden werden. Bei einigen Fischen, z. B. Cobitis fossilis (Schlammbeisser), spielt diese Art Athmung eine wesentliche Rolle, indem sie Luft schlucken und durch den After entleeren. Bei anderen Thieren ist die Darmathmung eine unbedeutende, doch mischen sich die Darmgase in geschlossenen Behältern der Exspirationsluft zu und haben daher Einfluss auf das Ergebniss der Versuche.

Respirationsapparate. — Wenn es darauf ankommt, ausschliesslich den Lungengaswechsel zu messen, so muss man die anzuwendenden Vorrichtungen direct und luftdicht mit den Athmungswegen verbinden. Beim Menschen setzt man am besten eine dichte Maske vor das Gesicht, bei Thieren kann man auch eine Canüle in die Trachea einführen.

In dieser Weise haben Allen und Pepys, Andral und Gavarret, Vierordt, in neuerer Zeit Speck, Versuche am Menschen angestellt (s. S. 135). Die Exspirationsluft wurde durch Ventilflaschen oder andere Ventile von der Inspirationsluft getrennt und in einem Spirometer aufgefangen. Versuche dieser Art lassen sich aber nicht auf längere Zeit ausdehnen, und die Athmung wird durch die Verbindung der Athemwege mit den Vorrichtungen mehr oder weniger gestört. Die hiermit gewonnenen Resultate sind daher nicht in allen Fällen als entscheidend zu betrachten.

Dagegen lässt sich die Messung des Gesammtgaswechsels auf lange Perioden ausdehnen, indem man Thiere oder Menschen in einen Behälter bringt und die Aenderung der darin befindlichen oder durch-

geleiteten Luft untersucht. In diesem Falle mischen sich den Ausscheidungen durch die Lunge auch die der Haut und des Darmes bei.

Genauere Versuche dieser Art sind zuerst von Scharling angestellt worden. Es wurde ein Behälter, in welchem ein Thier oder Mensch athmete, mit einer mit Wasser gefüllten Tonne verbunden, aus der man das Wasser ausfliessen liess. Die eingesogene Luft ging durch einen mit KOH gefüllten Kugelapparat, um sie von CO_2 zu befreien. Zwischen Behälter und Tonne befanden sich Röhren mit SO_4H_2 zur Absorption des Wasserdampfes und ein mit KOH gefüllter Kugelapparat zur Absorption der CO_2 in der Exspirationsluft. Die durchgeleitete Luftmenge wurde am ausgeflossenen Wasser abge-

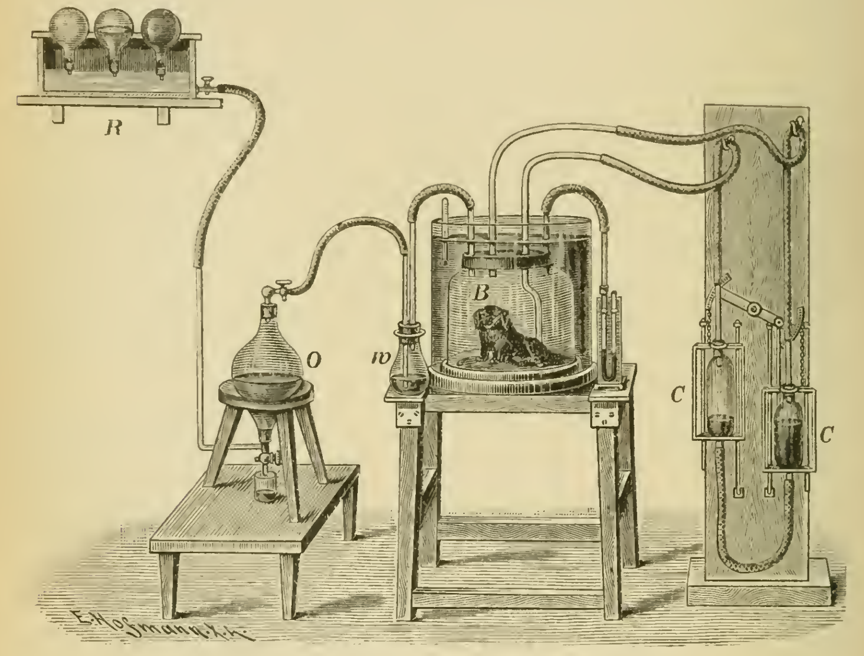


Fig. 53. Respirationsapparat von Regnault und Reiset.

messen. Die verzehrte O-Menge konnte bei dieser Methode nicht gemessen werden.

Um auch die aufgenommene O-Menge, sowie die producirte CO_2-Menge zugleich zu bestimmen, haben Regnault und Reiset einen sehr genauen Respirationsapparat construirt, der zu vielen schönen und ausgezeichneten Untersuchungen gedient hat. Der Apparat, welcher mit manchen Modificationen noch bis heute Anwendung gefunden hat, besteht (Fig. 53) im Wesentlichen aus dem für ein Thier bestimmten Behälter *B*, durch dessen luftdichten Deckel mehrere Röhren hindurchgehen. Zwei Röhren führen durch Gummischläuche zu den beiden Cylindern *C*, welche mit KOH angefüllt und unten durch einen communicirenden Schlauch mit einander verbunden sind; dieselben werden durch eine Maschine mit Zahnrad und Zahnstangen abwechselnd auf und ab bewegt, so dass die hin- und herfliessende Kalilauge Luft

aus dem Behälter saugt und die producirte CO_2 absorbirt. In Folge der Luftverdünnung strömt nun aus dem Ballon *O* durch die Sperrflasche *w* reines O-Gas in den Behälter *B* ein, in dem Maasse, als der O darinnen von dem Thiere verzehrt wird. Der Ballon *O* ist unten durch ein Rohr mit einem constant gehaltenen Druckreservoir *R* verbunden, aus welchem gesättigte ClCa-Lösung nachfliesst. Eine grössere Anzahl bereit gehaltener O-Ballons ermöglichen es, den Versuch Tage lang fortzusetzen.

Da diese Methode wegen der Anhäufung der Ausdünstungen der Haut und des Darmes für den Menschen nicht anwendbar ist, so kehrte Pettenkofer zu der Scharling'schen Aspirationsmethode zurück und construirte, durch die Freigebigkeit des Königs Ludwig I. von Bayern unterstützt, in grossartigem Maassstabe einen für den Menschen geeig-

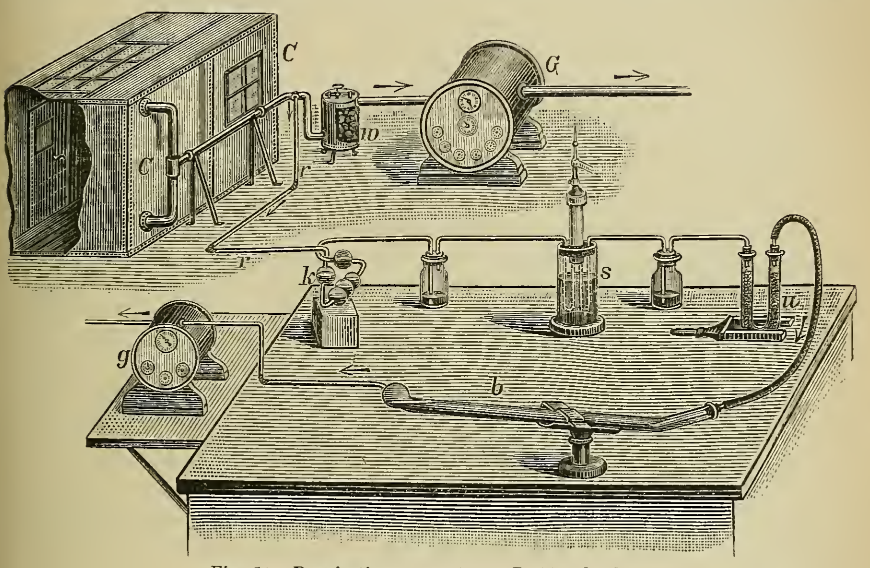


Fig. 54. Respirationsapparat von Pettenkofer.

neten Respirationsapparat, welcher in Fig. 54 in seinen wesentlichen Theilen dargestellt ist. Das aus Eisen und Glas hergestellte Cabinet *C* ist mit den nöthigen Bequemlichkeiten zum Aufenthalt eines Menschen ausgerüstet. Durch Spalten am Boden, an der Thür und den Fenstern strömt die Luft ein und wird durch zwei Röhren abgesogen. In dem Gefäss *w* findet eine Sättigung derselben mit Wasserdampf statt, durch eine Gasuhr *G* wird ihr Volumen gemessen. Die Aspiration geschieht mittels zweier grosser Saugcylinder, die durch eine Maschine getrieben werden. Durch ein Seitenrohr *r* des Hauptrohres kann von Zeit zu Zeit ein kleiner Bruchtheil der ausströmenden Luft entnommen werden; derselbe strömt zur Bestimmung des Wassergehaltes durch einen mit SO_4H_2 gefüllten Kugelapparat *k*, dann zur Bestimmung der CO_2 durch ein mit Barytwasser gefülltes Rohr *b* und wird in einer kleinen Gasuhr *g* gemessen. Die Ansaugung geschieht durch einen kleinen Saugcylinder *s*. In dem Rohr *u* wird die Luftprobe mit H_2O gesättigt. Diese Methode hat indess wiederum den grossen Nachtheil, dass der verbrauchte O nicht

direct gemessen werden kann. Voit hat für kleinere Thiere den Apparat vereinfacht und dadurch genauer gemacht, dass er beständig einen kleinen Bruchtheil der abgesogenen Luft der Untersuchung unterwirft. Doch ist man in neuerer Zeit wieder zur Regnault-Reiset'schen Methode zurückgekehrt, welche von Pflüger verbessert worden ist.

Messungen des Gaswechsels. — Mit Hilfe der angegebenen Methoden erhielt man eine Mittelzahl für die Menge des O, welche der erwachsene Mensch von mittlerem Körpergewicht in 24 Stunden aufnimmt und für die in dieser Zeit ausgeschiedene CO_2-Menge. Nach den Beobachtungen von Vierordt beträgt die tägliche O-Menge 746 g = 520 l, und die CO_2-Menge 876 g = 443 l. Es bestätigt sich nach allen Untersuchungsmethoden, dass unter normalen physiologischen Bedingungen das Volumen des aufgenommenen O grösser als das der ausgeschiedenen CO_2 ist. Aber das Verhältniss beider Grössen zu einander kann mannigfach wechseln. Man nennt das Verhältniss beider, $\frac{CO_2}{O}$, den respiratorischen Quotienten.

Es ist von Wichtigkeit, diesen Quotienten unter mannigfachen Bedingungen zu bestimmen, denn er giebt an, wie viel von dem geathmeten O zur CO_2-Bildung im Körper verwendet wird.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass wenn 1 Volumen O bei der Verbrennung von C verzehrt wird, daraus wieder 1 Volumen CO_2 entsteht. Würde also der ganze eingeathmete O zur Erzeugung von CO_2 im Körper verbraucht werden, so müsste ein dem O gleiches Volumen CO_2 dafür erscheinen. Dies ist aber nicht der Fall, es wird vielmehr ein Antheil des O auch noch zu anderen Oxydationen benutzt, und daher erscheint der respiratorische Quotient, $\frac{CO_2}{O}$, für gewöhnlich kleiner als 1. Er schwankt für den Menschen unter normalen Bedingungen zwischen 0,8—0,9.

Zeitweise kann jedoch, wie wir sehen werden, der respiratorische Quotient sich dem Werth 1 nähern, ja vorübergehend kann er sogar grösser als 1 werden. Dehnt man aber die Beobachtungen über längere Zeit aus, so ist dies niemals der Fall.

Die Mengen des verbrauchten O und der producirten CO_2 sind ein werthvolles Maass für die Lebhaftigkeit der Oxydationsprocesse im lebenden Körper, d. h. für die Intensität der Stoffwechselvorgänge, und aus diesem Grunde hat man sie unter verschiedenen Verhältnissen zu ermitteln gesucht. Es ist selbstverständlich, dass die absoluten Grössen dieser Gasmengen cet. par. mit dem Körpergewicht zunehmen werden. Wenn wir aber ein Maass für die Intensität des Verbrennungsprocesses im Körper gewinnen wollen, so müssen wir die absoluten Grössen auf die Einheit des Körpergewichts reduciren. Von diesen Gesichtspunkten aus sind folgende Einflüsse auf die Grösse des Gaswechsels untersucht worden.

Einfluss des Alters. — Vor Allem findet man, dass das Alter einen grossen Einfluss auf die absoluten wie auf die relativen Werthe des Gaswechsels ausübt. Aus den Versuchen von Andral und Gavarret lassen sich folgende Werke berechnen:

Jahre	In 1 Stunde verbrannter C	Körpergewicht	Verbrannter C pro kg in 1 Stunde
8	5,0 g	22,26 kg	0,22 g
18—20	11,4 „	65,0 „	0,18 „
20—40	12,2 „	68,8 „	0,18 „
40—60	10,1 „	65,0 „	0,15 „

Mit diesen Resultaten stimmen auch folgende Angaben von Scharling überein:

Jahre	Geschlecht	Körpergewicht	CO_2 in 24 St.	CO_2 pro kg in 1 Stunde
35	Mann	65.5 kg	804,72 g	0,512 g
16	„	57,75 „	822,69 „	0,594 „
19	Magd	55,75 „	608,22 „	0,455 „
9¼	Knabe	22,0 „	488,14 „	0,925 „
10	Mädchen	23,0 „	459,87 „	0,833 „

In der ersten Tabelle ist ersichtlich, dass mit zunehmendem Alter die verbrannten C-Mengen entsprechend dem steigenden Körpergewicht zunehmen und nach dem 40. Jahre mit diesem wieder etwas sinken. Wenn wir aber die relativen Werthe, reducirt auf 1 kg Körpergewicht, betrachten, so finden wir, dass im kindlichen Alter die Verbrennung am lebhaftesten vor sich geht, dass sie dann beim Erwachsenen bis zum 40. Jahre constant bleibt und nachher wieder etwas absinkt.

Die Tabelle von Scharling bestätigt den Einfluss des Alters. Es ist nach dieser die im kindlichen Alter von der Gewichtseinheit producirte CO_2-Menge fast doppelt so gross als beim Erwachsenen.

Diese wichtige Thatsache lehrt uns, dass im jugendlichen noch wachsenden Gewebe der Stoffwechselprocess viel lebhafter als im Gewebe des erwachsenen Körpers vor sich geht. Im Zusammenhang damit steht das grössere Nahrungsbedürfniss, die grössere Lebhaftigkeit der Bewegungen und die stärkere Production von Wärme im jugendlichen Alter.

Einfluss des Geschlechts. — Einen merkbaren Einfluss auf die Grösse des Gaswechsels hat ferner das Geschlecht, was auch aus der Scharling'schen Tabelle zu erkennen ist. Das männliche Geschlecht producirt cet. par. grössere Mengen von CO_2 als das weibliche. Auch auf die Einheit des Körpergewichts reducirt sind die entsprechenden Werthe beim männlichen Geschlecht etwas grösser als beim weiblichen. Beim Weibe tritt in der Schwangerschaft eine Zunahme der CO_2-Production ein, während der Menstruation dagegen eine Abnahme. Das erstere hängt mit der Entwicklung des Fötus und der Zunahme des Körpergewichtes zusammen, das letztere ist mit dem stattfindenden Blutverlust verknüpft.

Einfluss der Ernährung. — Einen grossen Einfluss übt ferner die Art der Ernährung auf die Grösse des Gaswechsels aus, sowohl was Quantität als Qualität der Nahrung anbetrifft. Ueber diesen Gegen-

stand haben namentlich Regnault und Reiset, Pettenkofer und Voit viele Untersuchungen angestellt. Die Resultate derselben können erst eingehender im Zusammenhange mit dem Stoffwechsel und der Ernährung behandelt werden (s. 7. Cap. 2). Hier mögen folgende Punkte hervorgehoben werden.

Während einer normalen Ernährung bleibt die Menge der Athemgase unter sonst gleichen Bedingungen in 24 Stunden ziemlich constant. Eine jede grössere Nahrungsaufnahme, namentlich die Mittagsmahlzeit, hat eine Steigerung der Menge dieser Gase zur Folge. Da diese Steigerung sehr schnell eintritt, so ist sie Anfangs wohl hauptsächlich von der stärkeren Thätigkeit der Verdauungswerkzeuge abhängig (Zuntz und v. Mering), in ihrem späteren Verlauf aber von der Vermehrung des Brennmaterials in den Organen.

Je grösser die in 24 Stunden zugeführte Menge von Nährmaterial bei normaler Zusammensetzung ist, um so mehr nimmt auch bis zu einem bald erreichten Maximum die Menge des verzehrten O und der producirten CO_2 zu. Die Qualität der Nahrung hat einen grossen Einfluss auf den respiratorischen Quotienten, d. h. auf das Verhältniss der ausgeschiedenen CO_2 zum aufgenommenen O. Regnault und Reiset haben festgestellt, dass bei den Pflanzenfressern der respiratorische Quotient grösser als bei den Fleischfressern ist, bei den ersteren etwa 0,9, bei den letzteren 0,4—0,7. In der Nahrung der ersteren überwiegen die Kohlenhydrate, in der der letzteren die Eiweisskörper und Fette an Menge. Ernährt man nun Pflanzenfresser, was einige Tage lang möglich ist, mit sehr stärkereichem und eiweissarmem Futter (Kartoffeln u. a.), so sieht man, dass der respiratorische Quotient sich immer mehr dem Werthe 1 nähert. Dies erklärt sich daraus, dass unter solchen Umständen die Verbrennung von Eiweiss und Fett auf ein Minimum herabsinkt, und fast der ganze eingeathmete O zur Verbrennung der Kohlehydrate verwendet wird. Da die Kohlehydrate aber allen zur Verbrennung des H nöthigen O schon enthalten, so dient der zugeführte O fast nur zur Verbrennung der C und bildet ein ihm nahezu gleiches Volumen CO_2. Die Fleischfresser haben desshalb einen kleineren respiratorischen Quotienten als die Pflanzenfresser, weil im Eiweiss und Fett zu wenig O vorhanden ist, um den H dieser Körper vollständig zu oxydiren. Der respiratorische Quotient der Omnivoren und des Menschen bei gemischter Kost liegt daher zwischen den genannten Werthen, doch näher dem der Pflanzenfresser.

Im Hungerzustande nehmen die Mengen der Athemgase beständig ab. Es tritt ein schnelles Sinken derselben in wenigen Tagen ein, schliesslich bis auf die Hälfte der normalen Werthe. Der respiratorische Quotient wird im Hunger bei Pflanzenfressern kleiner, weil sie dann von ihrem eigenen Fleisch und Fett zehren.

Einfluss der Ruhe und Thätigkeit. — Bei vollkommener Ruhe des Körpers ist die Grösse des Gaswechsels am kleinsten. Das Minimum desselben tritt daher während des Schlafes ein; er wird schon durch das Erwachen gesteigert. Die stärkste Erhöhung des Gaswechsels wird aber durch Muskelthätigkeit herbeigeführt. Vierordt hat gefunden, dass schon beim schnellen Gehen die Menge der in der Minute ausgeschiedenen CO_2 um das Dreifache wächst. Ebenso findet während der Muskelarbeit eine stärkere Aufnahme von O durch

die Athmung statt (Regnault und Reiset). Bei angestrengter Muskelarbeit kann aber die O-Aufnahme mit der CO_2-Erzeugung nicht auf die Dauer gleichen Schritt halten. Daher verarmt schliesslich das Blut an O, und es tritt unter den Erscheinungen der Dyspnoe Ermüdung der Muskeln ein. Man findet auch, dass in Folge starker Muskelreizung der respiratorische Quotient grösser wird, ja sogar grösser als 1 werden kann. Ludwig und Scelkow fanden, dass beim Hunde während der tetanischen Reizung der unteren Extremitäten der respiratorische Quotient auf 1,13 steigt, während er in der Ruhe zwischen 0,4 und 0,7 schwankt. Diese Steigerung kann aber nur kurze Zeit anhalten und erklärt sich daraus, dass die im Muskel schon vorher assimilirten O-Mengen zur CO_2-Bildung verwendet werden, ohne dass die Athmung diesen Verlust an O decken kann. In der Periode der Erholung wird derselbe wieder ersetzt, und der respiratorische Quotient sinkt alsdann unter den normalen Werth. Werden die Beobachtungen über längere Zeiträume ausgedehnt, so bleibt bei mässiger Arbeitsleistung der respiratorische Quotient immer kleiner als 1.

Tagesschwankungen. — Innerhalb 24 Stunden beobachtet man Schwankungen in der O-Consumtion und CO_2-Erzeugung, welche sich auf den Wechsel von Ruhe und Thätigkeit, auf die Nahrungsaufnahme, vielleicht auch auf die Wirkungen des Lichtes zurückführen lassen. Nach Scharling sinkt des Nachts die CO_2-Ausscheidung um 1/4 des Tageswerthes. Des Morgens steigt mit dem Erwachen die CO_2-Bildung an, erreicht Vormittags nach Vierordt ein kleines Maximum, und 1 bis 2 Stunden nach der Mittagsmahlzeit den höchsten Werth, von dem sie allmählig bis zum Abend herabsinkt. Auch wenn keine Nahrung aufgenommen wird, soll des Nachmittags eine Steigerung der CO_2-Ausscheidung stattfinden.

Eine Einwirkung des Lichtes auf die Grösse des Gaswechsels hat Moleschott an Fröschen beobachtet, indem er fand, dass dieselbe im Dunkeln viel kleiner war, als im Hellen. Diese Einwirkung ist wohl nur als eine indirecte anzusehen, insofern das Licht die Thiere zur Bewegung anregt.

Neuere Versuche über die Tagesschwankungen des Gaswechsels, welche nach verbesserten Methoden durch Auffangen der Exspirationsluft im Spirometer von Speck angestellt sind, ergeben folgende Unterschiede. Bei einem Körpergewicht von 57—60 kg war in 1 Minute:

	O-Verbrauch		CO_2-Ausscheidung		
	g	ccm	g	ccm	
Morgens nüchtern	0,397	277	0,458	233	Mittel aus 6 Versuchen
Kurz vor dem Mittagessen . . .	0,444	310	0,528	268	„ „ 3 „
1/2—1 Stunde nach dem Mittagessen	0,526	367	0,628	319	

Man ersieht hieraus, dass die Minima und Maxima des Gaswechsels sich beinahe wie 2 : 3 verhalten. Da das Körpergewicht ungefähr 60 kg betrug, so gelten die Werthe auch etwa für 1 kg des Körpergewichtes und 1 Stunde.

Einfluss der Thierart. — Bei den verschiedenen Classen und Arten der Thiere ist der Gaswechsel in seiner Grösse sehr verschieden. Am grössten ist der Unterschied unter den Wirbelthieren zwischen Nagethieren, Vögeln, Fischen und Amphibien. Den stärksten Gaswechsel besitzen die Vögel, dann folgen die Säugethiere, zuletzt die Fische und Amphibien. Nach älteren Versuchen von Treviranus, Berthollet, welche durch neuere Versuche (Pott) im Ganzen bestätigt worden sind, ist für 1 kg Körpergewicht der Gaswechsel der Vögel fast doppelt so gross als der der Säugethiere, bei Fischen und Amphibien (Frosch) ist er dagegen etwa nur $^1/_{10}$ von dem der Nagethiere. Diese grossen Verschiedenheiten hängen offenbar mit der Wärmeproduction der Thiere zusammen, welche mit dem Verbrauch von Sauerstoff steigen und fallen muss. Auch unter den Säugethieren ist der Gaswechsel kein gleicher, und zwar ist seine Intensität um so grösser, je kleiner die Thiere sind, weil kleinere Thiere zur Aufrechterhaltung der Körpertemperatur mehr Wärme erzeugen müssen als grosse; z. B. wird durch die Gewichtseinheit von Ratten und Mäusen 3- und 4mal soviel CO_2 erzeugt als von Hunden oder Kaninchen.

Sehr eigenthümlich verhalten sich die winterschlafenden Thiere. Nach Beobachtungen von Valentin, Regnault und Reiset sinkt im Winterschlafe die Grösse des Gaswechsels beträchtlich, so dass sie der der Kaltblüter bei gleicher Temperatur der Umgebung ähnlich ist. In diesem Zustande können sie viel Sauerstoff aufspeichern, da sie wenig davon verbrauchen; da sie auch wenig Excrete abscheiden, so hat man sogar öfter eine Gewichtszunahme der Thiere beobachtet. Der respiratorische Quotient ist in diesem Falle sehr klein (Valentin).

Einfluss der Temperatur. — Die Temperatur der Umgebung hat einen merklichen Einfluss auf die Menge des Gaswechsels. Bei den poikilothermen Thieren, die man gewöhnlich Kaltblüter nennt und deren Körperwärme mit der Temperatur der Umgebung wechselt, steigt und fällt die Menge des verbrauchten O und der erzeugten CO_2 fast proportional mit der Körpertemperatur, so dass bei 38° C. der Gaswechsel der Frösche fast der der Säugethiere gleich kommt. Bei den homoiothermen Thieren (Warmblütern) hingegen, welche ihre Körpertemperatur gegenüber dem Wechsel der äusseren Temperatur innerhalb weiter Grenzen constant erhalten, besteht eine Regulirung des Gaswechsels und zwar in der Art, dass Einwirkung von Kälte eine Vermehrung, Einwirkung von Wärme eine Verminderung desselben herbeiführt. Diese Thatsachen sind von Pflüger und Finkler mit Hilfe einer verbesserten Regnault-Reiset'schen Methode festgestellt. Die Glocke, in der das Thier sich befand, wurde erwärmt und abgekühlt. Sie fanden an Meerschweinchen z. B. folgende Werthe:

Körpertemperatur	Temperatur der Glocke	O-Verbrauch pro kg u. Stunde	CO_2-Abgabe pro kg u. Stunde	$\frac{CO_2}{O}$
°C.	°C.	ccm	ccm	
38,33	26.21	1118,5	1057,4	0,94
	3,64	1856,5	1554,8	0,83

Diese Regulirung hat natürlich ihre Grenze bei zu niederen und zu hohen Temperaturen der Umgebung, sie hat aber offenbar die Aufgabe, die Körperwärme constant zu erhalten. Es handelt sich hier um eine Leistung des Nervensystems, welche reflectorisch hervorgerufen wird. Nach Versuchen von Speck, die er an sich selbst anstellte, scheint es, dass die in der Kälte auftretenden unwillkürlichen Muskelzusammenziehungen (Zittern u. s. w.) die Erhöhung des Gaswechsels bewirken.

Verhalten des N. — Es ist bisher nur von dem Gaswechsel des O und der CO_2 die Rede gewesen, es frägt sich aber, ob nicht auch der N der geathmeten Luft eine Aenderung seiner Menge erfährt. Regnault und Reiset wollten bei gewöhnlicher Ernährung der Thiere, namentlich an körnerfressenden Vögeln eine merkliche N-Ausscheidung bemerkt haben, während sie bei hungernden Thieren eine geringe N-Absorption fanden. Es ist hiergegen von Pettenkofer und Voit eingewendet worden, dass die Entleerung von Darmgasen und das Verschlingen von Luft solche Resultate herbeiführen können. Sie haben in ihren Stoffwechselversuchen nachgewiesen, dass aller N der aufgenommenen Nahrung im Harn wieder erscheint. Trotzdem behaupten Seegen und Nowak in letzter Zeit noch, dass mit der exhalirten Luft N ausgeschieden werden, was aber durchaus der Bestätigung bedarf. Es ist vom theoretischen Gesichtspunkte aus sehr unwahrscheinlich, dass der eingeathmete N im Körper chemische Verbindungen eingehe und ebenso, dass sich durch den Stoffwechsel freier N entwickele.

C. Das Nervensystem der Athmung.

Die Athmung der höheren Thiere kann nur unter der Mitwirkung des Nervensystems stattfinden. Von diesem gehen nicht nur die Impulse zu den Athembewegungen aus, sondern es regulirt auch zugleich beständig die Stärke des Gaswechsels.

Das Athemcentrum. — Die Athemnerven, welche die Athemmuskeln innerviren, sind der Nervus phrenicus für das Zwerchfell und eine Anzahl anderer Rückenmarksnerven, welche zu den Inspirations- und Exspirationsmuskeln gehen. Obgleich alle diese Nerven verschiedene Centra in der grauen Substanz des Rückenmarks besitzen, so werden sie doch von einem gemeinsamen, im verlängerten Mark gelegenen Centrum aus in Thätigkeit versetzt, welches man das „Athmungscentrum" genannt hat.

Legallois und Flourens haben nachgewiesen, dass eine Durchschneidung des verlängerten Markes an seiner oberen Grenze die Athembewegungen nicht aufhebt. Dagegen hören sie momentan auf, wenn man das verlängerte Mark an der Spitze des Calamus scriptorius durchschneidet. Es liegt das Athemcentrum auf dem Boden des vierten Ventrikels in der Nähe von den Ursprüngen des Nerv. vagus. Flourens gab an, dass es in einem kleinen Knoten in der Mittellinie (Noeud vital) gelegen sei. Indess besitzt es eine grössere Ausdehnung zu beiden Seiten der Mittellinie oberhalb und unterhalb der Vaguskerne. Nach Volkmann, Longet und Schiff ist es doppelseitig, so dass nach einer Längstheilung des verlängerten Markes jede Körperseite in unabhängigem Rhythmus weiterathmet.

Ursache der Erregung desselben. — Das Athemcentrum ist ein automatisches und rhythmisch thätiges Centrum. Die Ursachen der Athembewegungen sind lange Zeit Gegenstand der Discussion gewesen. Man begnügte sich in früherer Zeit mit dem Begriff des Sauerstoffhungers, welcher der Reiz zur Erzeugung der Athembewegungen sei. Joh. Müller hingegen glaubte, dass der Sauerstoff selbst der Reiz sei, welcher auf das Athemcentrum einwirke, da er sah, dass Frösche, welche in Wasserstoff erstickt waren, in Luft oder Sauerstoff wieder zu athmen anfingen. Diese Erscheinung ist aber vielmehr so zu erklären, dass die erloschene Erregbarkeit des Nervensystems sich durch den Sauerstoff wiederherstellte, da die Frösche auch durch die Haut ausgiebig athmen.

Nachdem man die Gase des Blutes genauer kennen gelernt hatte, kam man zu der Einsicht, dass in der That die Thätigkeit des Athemcentrums in directer Abhängigkeit von dem Gasgehalt des Blutes steht. Was aber den O des Blutes anbetrifft, so verhält es sich damit umgekehrt, als Joh. Müller annahm.

Es ist eine bekannte Erfahrung, dass Athemnoth „Dyspnoe“ hervorgerufen wird, wenn durch irgend welche Ursachen der Zutritt von O zur Lunge behindert ist. Dies ist der Fall, wenn die Luftwege verengt sind, wenn Luft geathmet wird, welche keinen oder zu wenig O enthält, oder wenn die athmende Lungenfläche durch Erkrankung des Lungengewebes, durch Exsudate, Luft im Thorax verkleinert ist. Die so entstehende Dyspnoe besteht theils in einer Verstärkung der Athembewegungen, theils in einer vermehrten Frequenz derselben, wobei sich die Thätigkeit der accessorischen Athemmuskeln hinzugesellt. Erreicht die Dyspnoe einen hohen Grad, so werden die Athembewegungen krampfhaft, und es geht die Dyspnoe in die Erstickung (Suffocation) über. Findet die Erstickung schnell statt, so stellen sich dabei Krämpfe aller Körpermuskeln ein. Nachdem die Krämpfe vorüber sind, tritt die „Asphyxie“ ein, in welcher alle Reflexe aufgehört haben und keine Athembewegungen mehr gemacht werden. In diesem Zustande pflegt aber das Herz noch eine Zeit lang zu schlagen, so dass durch künstliche Athmung eine Wiederbelebung möglich ist.

Während der Dyspnoe nimmt das Blut eine dunklere Farbe an, die Schleimhäute färben sich bläulichroth (Cyanose), der Sauerstoffgehalt des Blutes sinkt herab. Bei der Erstickung wird das Blut schwärzlichroth, der Sauerstoff desselben verschwindet bis auf einen kleinen Rest.

Der O-Mangel. — Diese Erscheinungen lassen sich nun nach Rosenthal aus der Annahme erklären, dass das Blut einen beständigen Reiz auf das Athemcentrum ausübt und zwar einen um so stärkeren, je weniger O es enthält. Das Blut von normalem O-Gehalt übt einen mässigen Reiz von normaler Stärke aus und bringt so den normalen Modus der Athmung hervor. Diesen normalen Zustand der Athmung bezeichnet Rosenthal mit dem Namen Eupnoe. Das sauerstoffärmere Blut hingegen reizt das Athemcentrum zu stärkerer Thätigkeit; es entsteht in Folge dessen Dyspnoe, welche die Aufgabe hat, den O-Gehalt des Blutes nicht unter ein das Leben gefährdendes Maass sinken zu lassen. Schreitet aber der O-Verlust weiter

vor, so geht die Dyspnoe in Erstickung über. Das sauerstoffarme Blut reizt dann nicht nur das Athemcentrum, sondern auch viele motorische Centra des verlängerten Markes auf das Heftigste. Nachdem dieses Erregungsstadium vorüber ist, verfallen in der Asphyxie das Athemcentrum sowie die andern Centra des Nervensystems in den Zustand der Unerregbarkeit, der z. Th. auch als eine Folge des Sauerstoffmangels im Gewebe anzusehen ist.

Diese Theorie bestätigt sich durch die Thatsache, dass die spontanen Athembewegungen aufhören, wenn man dem Blute eine überschüssige Menge von Sauerstoff zuführt. Dieser Zustand ist von Rosenthal mit dem Namen „Apnoe" bezeichnet worden.

Man kann bei Thieren leicht Apnoe erzeugen, wenn man eine ausgiebige künstliche Athmung einleitet, so dass die Lunge kräftig ventilirt wird. Dies geschieht am besten dadurch, dass man mit einem Blasebalg durch einen Schlauch und eine Canüle, welche in der Trachea befestigt ist, in schnellem Rhythmus Luft in die Lunge einbläst. Zum Entweichen der Exspirationsluft muss kurz vor der Canüle eine Oeffnung gelassen werden, welche es zugleich verhütet, dass die Lunge durch zu starken Luftstrom gesprengt werde. Nach wenigen Minuten künstlicher Athmung haben alsdann die aktiven Athembewegungen des Thieres aufgehört. Auch bleiben sie noch kurze Zeit aus, wenn man mit der künstlichen Athmung innehält und beginnen dann allmählig mit zunehmender Stärke. Während der künstlichen Athmung lässt sich der Stillstand der aktiven Athmung am Thorax und Abdomen schwer erkennen, weil die sich dehnenden Lungen diese Theile passiv mitbewegen, wohl aber ist dies ungemein deutlich, sobald der Thorax weit eröffnet ist und die Lungen keinen Druck auf dessen Wände mehr ausüben können. Das Zwerchfell verharrt dann in absoluter Ruhelage. Auch die Athembewegungen am Kopfe, Bewegungen der Nasenflügel u. s. w., hören in der Apnoe auf.

In der Apnoe ist das arterielle Blut mit Sauerstoff vollständig gesättigt, während dies in der Eupnoe niemals der Fall ist, was durch Gasanalysen des Blutes von A. Ewald und Pflüger festgestellt worden ist. Man kann also den Satz aussprechen, dass das O-reiche Blut keinen Reiz auf das Athemcentrum ausübt.

Wirkung der CO_2. — Man hat indessen auch der CO_2 des Blutes eine Einwirkung auf das Athemcentrum zugeschrieben. In den meisten Fällen von Dyspnoe häuft sich auch die CO_2 in grösserer Menge im Blute an, z. B. bei Verschliessung der Athemwege, Eröffnung der Brusthöhle, also immer, wenn ihre Ausscheidung behindert ist. Man hat daher auch behauptet, dass die Dyspnoe durch einen Reiz von Seiten der CO_2 auf das Athemcentrum hervorgebracht werde. Es ist indess von Pflüger gezeigt worden, dass, wenn N oder H geathmet wird, eine CO_2-Anhäufung im Blute während der Dyspnoe nicht eintritt, da die CO_2 des Blutes gegen diese Gase fast ebenso gut abgeschieden wird, wie gegen die atmosphärische Luft. In diesem Falle kann die Dyspnoe nur durch O-armes Blut herbeigeführt sein.

Jedoch ist die CO_2 des Blutes nicht ohne Einwirkung auf das Athemcentrum, denn alle Beobachter haben bemerkt, dass wenn die Luft auch nur wenige Procente CO_2 enthält, eine Verstärkung der

Athmung eintritt, ohne dass O-Mangel vorhanden sein kann (Pflüger und Dohmen). Es ist aber von mir gefunden worden, dass eine Dyspnoe durch O-armes sich von einer solchen durch CO_2-reiches Blut in ihrem Modus unterscheidet. Durch das O-arme Blut wird vornehmlich das Inspirationscentrum, durch das CO_2-reiche Blut hingegen das Exspirationscentrum in stärkere Erregung versetzt. In dem ersteren Falle, z. B. bei H-Athmung, tritt eine Dyspnoe mit verstärkten Inspirationen, in dem zweiten Falle, bei Athmung CO_2-haltiger Luft, eine Dyspnoe mit verstärkten Exspirationen auf.

Es findet während des Lebens vermöge der Reaktion des Athemcentrums gegen das Blut eine beständige Regulirung des Gasgehaltes desselben und daher auch des Gaswechsels statt. Wenn durch irgendwelche Vorgänge im Körper der O-Gehalt des Blutes sinkt oder die CO_2 desselben zunimmt, was meist gleichzeitig stattfindet, so wird das Athemcentrum vom Blute aus zu stärkerer Thätigkeit angeregt, und sucht die Norm wiederherzustellen.

Automatie des Athemcentrums. — Es lässt sich ein directer Beweis dafür liefern, dass die Erregung von Seiten des Blutes in dem Athemcentrum selbst stattfinde und nicht erst von den peripheren Organen durch Nerven dem Centrum zugeleitet werde. Zwar ist auch behauptet worden, dass das Athemcentrum kein automatisches, sondern ein reflectorisches sei. Man wollte gefunden haben, dass wenn alle sensibeln Nerven, welche zum verlängerten Marke führen, durchschnitten sind, die Athmungen aufhörten. Rosenthal hat dies aber widerlegt, indem er nach Abtrennung aller sensibeln Bahnen vom verlängerten Mark doch noch Athembewegungen beobachtete.

Ein noch besserer Beweis für die Automatie des Athemcentrums ist der von Rosenthal modificirte Kussmaul-Tenner'sche Versuch (s. 11. Cap. B. 1). Er klemmte am Aortenbogen die Art. anonyma, carot. und subclavia sinistra zu und sah sofort die Zeichen der Dyspnoe eintreten. Diese steigerte sich bis zu Krämpfen und Asphyxie. Beim Oeffnen der Arterien trat wieder Erholung ein. In diesem Falle reizt das stagnirende, an O verarmende Blut in der Med. obl. diese direct, während der Rumpf O-reiches Blut empfängt. Der Ort der Reizung kann daher nicht in der Peripherie der Organe liegen.

Es spricht hierfür auch die Erscheinung der Wärmedyspnoe, welche von Ackermann beobachtet ist. Wärme ruft Dyspnoe hervor, weil sie die Verzehrung von O in den Geweben beschleunigt. Von Goldstein und Fick ist gesehen worden, dass die Wärmedyspnoe auch auftritt, wenn man das Blut der Carotiden erwärmt, welches direct auf das Gehirn einwirkt.

Einfluss des Nervus vagus. — Unter allen peripheren Nerven hat der N. vagus den grössten Einfluss auf die Athmung. Schon den Alten war es bekannt, dass Verletzungen beider Nn. vagi schwere Störungen der Athmung zur Folge haben und das Leben bedrohen. Aber erst Legallois und später Marshall Hall haben genauere Beobachtungen über diesen Gegenstand angestellt. L. Traube, Rosenthal, Hering und Breuer haben die Beobachtungen fortgesetzt.

Während die Durchschneidung eines N. vagus noch keine andauernden Störungen bewirkt, hat die Trennung beider heftige Folgen. Es tritt hiernach eine beträchtliche Verlangsamung der Athem-

bewegungen ein; zugleich wird jeder einzelne Athemzug stärker und angestrengter. Es ist nicht nur die Athempause eine grössere, sondern es verharrt auch der Thorax nach jeder Inspiration länger als gewöhnlich im Zustande der Erweiterung. Man muss, um dies festzustellen, den Einfluss des Kehlkopfes gänzlich ausschliessen, indem man eine Trachealcanüle einsetzt; denn die Durchschneidung der Nn. vagi am Halse trifft auch die Fasern des N. laryng. infer., welcher die Muskeln des Stellknorpels (s. 9. Cap. C. 2.) innervirt, so dass die Stimmritze bei der Inspiration sich nicht mehr erweitern kann; junge Thiere sterben sogar nach Durchschneidung beider Vagi schnell an Erstickung, weil bei der Weichheit der Kehlkopfknorpel die Stimmbänder sich durch den Luftdruck beim Inspiriren aneinanderlegen. Die Aeste des N. vagus, welche die Respiration beeinflussen, sind demnach die Rami pulmonales, die sich in dem Lungengewebe ausbreiten.

Man muss sich daher vorstellen, dass die peripheren Enden des Vagus in der Lunge während des Lebens beständig erregt werden, und dass diese Erregung, dem Athemcentrum zugeleitet, den Modus der Athembewegungen beeinflusst.

In der That hat die Reizung des durchschnittenen N. vagus an seinem centralen Stumpfe einen deutlichen Einfluss; M. Hall sah hierbei jedesmal eine tiefe Inspiration erfolgen. Rosenthal studirte diese Wirkung genauer mit Hilfe elektrischer Reizung und durch Aufzeichnung der Zwerchfellcontraktionen. Er wies nach, dass man die Mitreizung des N. laryng. super. dabei vermeiden muss, wodurch der entgegengesetzte Erfolg, eine Exspiration, eintreten kann (s. unten).

Eine starke Reizung des centralen Vagusstumpfes bringt eine kräftige tetanische Inspirationsbewegung hervor, das Zwerchfell verharrt eine Zeitlang in Inspirationsstellung. Bei schwacher Reizung treten beschleunigte Respirationen auf, während jede einzelne Respiration schwächer als normal ist.

Wenn man beide Nn. vagi durchschnitten hat, so kann man den ausfallenden natürlichen Reiz durch den künstlichen ersetzen. Man sieht dann, dass durch mässige Reizung des centralen Vagusstumpfes die Athembewegungen sich beschleunigen und auf die normale Stärke herabgehen. Es wird hierbei nahezu der normale Rhythmus und Modus der Athembewegungen wieder erreicht.

Nach der von Rosenthal aufgestellten Theorie bringt der N. vagus in dem Athemcentrum die normale Vertheilung der Erregungen hervor, er ist aber nicht im Stande, demselben erregende Kräfte zuzuführen. Rosenthal begründet diese Theorie erstens durch die Beobachtung, dass vor und nach der Durchschneidung der beiden Nn. vagi die Arbeitsleistung der Athemmuskeln im Ganzen dieselbe ist, indem die in 1 Minute aus einem Spirometer geathmete Luftmenge nahezu constant bleibt. Er hat aber zweitens die sehr bemerkenswerthe Thatsache gefunden, dass im Zustande der Apnoe jede Reizung des Vagus, selbst die stärkste, gar keine Wirkung auf das Athemcentrum hat. Es geht daraus hervor, dass der Vagus nicht im gewöhnlichen Sinne reflectorisch wirkt, denn alle übrigen normalen Reflexe bleiben beim apnoischen Thiere bestehen. In der Apnoe finden aber keine Erregungen im Athemcentrum statt, daher ist die Reizung des Vagus erfolglos. Dagegen sieht man in der Dyspnoe auch eine stärkere

Wirkung der Vagusreizung eintreten, indem die accessorischen Muskeln, welche die Athmung verstärken, sich dabei ebenfalls zusammenziehen.

Rhythmik der Athmung. — Die Rhythmik der Athmung kann man nicht etwa auf eine rhythmische Reizung des Centrums von Seiten des Blutes zurückführen, denn das arterielle Blut behält während normaler Athmung einen constanten, nicht schwankenden Gasgehalt, entsprechend der constant bleibenden Zusammensetzung der Alveolarluft.

Rosenthal und v. Bezold haben daher die Thätigkeit eines rhythmisch automatischen Centrums auf zwei sich entgegen wirkende Kräfte desselben zurückgeführt. Man kann sich vorstellen, dass die erregende Kraft in einer hemmenden Kraft einen Widerstand findet, welcher es verhindert, dass die erstere continuirlich wirke. Wenn die erregende Kraft aber eine gewisse Grösse erreicht hat, so durchbricht sie die Hemmung, und erzeugt daher rhythmische Thätigkeiten. Die erregende Kraft im Athemcentrum wird durch den Blutreiz erzeugt, den wir als continuirlich annehmen müssen.

Der Einfluss des N. vagus auf die Athmung lässt sich nun nach dieser Anschauung durch die Annahme deuten, dass seine Erregung die hemmende Kraft im Athemcentrum vermindert und daher während des Lebens dieser Kraft eine gewisse mittlere Stärke giebt. Werden die Nn. vagi durchschnitten, so gewinnt die Hemmung an Kraft, die Athempause wird länger, weil eine grössere Menge von erregender Kraft sich ansammeln muss, um die Hemmung zu durchbrechen, und jeder Athemzug wird kräftiger, weil eine grössere Menge von erregender Kraft zur Wirkung kommt. Die Summe der erregenden Kräfte bleibt aber vorher und nachher dieselbe. Dass die starke Reizung des Vagus eine tetanische Inspiration, die schwache eine Beschleunigung der Athmung erzeugen muss, ergiebt sich aus dieser Theorie von selbst, ebenso auch, dass die Reizung nach Durchschneidung beider Nerven den natürlichen Rhythmus und Modus der Athmung wieder herbeiführen kann. Es folgt aus ihr aber auch unmittelbar, dass im Zustande der Apnoe die Reizung gar keinen Erfolg haben kann, weil keine Erregung von Seiten des Blutes stattfindet.

Selbststeuerung der Athmung. — Es hat die Theorie von Rosenthal durch Untersuchungen von Hering und Breuer eine wesentliche Ergänzung erfahren. Dieselben gingen von einer durch L. Traube gemachten Beobachtung aus, welcher sah, dass bei Unterhaltung künstlicher Athmung die Thiere eine jede Einblasung mit der entgegengesetzten Phase der Respiration beantworteten. Bei jeder Ausdehnung der Lunge machen die Thiere eine aktive Exspirationsbewegung, bei jeder Zusammenziehung derselben eine Inspirationsbewegung. Es ist dies namentlich deutlich, wenn der Thorax eröffnet ist, so dass die passiven Bewegungen der Lunge durch das Einblasen Thoraxwandung und Zwerchfell nicht mitbewegen. Starkes Aufblasen der Lungen hat eine tetanische Exspiration, gänzliches Collabiren derselben eine tetanische Inspiration zur Folge. Hering und Breuer constatirten, dass diese Vorgänge reflectorisch durch die Nn. vagi vermittelt werden; denn hat man diese Nerven durchschnitten, so geht die spontane Athmung der Thiere in unverändertem Rhythmus ganz unabhängig von den Einblasungen vor sich. Ebenso zeigt es

sich wie in den Rosenthal'schen Versuchen, dass im Zustande der Apnoe das Aufblasen und Zusammenfallen der Lunge gar keine Reaktion hervorruft. Es finden demnach hierbei mechanische Reizungen der Lungenäste des Vagus statt, welche aber nur dann einen Erfolg haben, wenn überhaupt im Athemcentrum erregende Kräfte vorhanden sind. Hering und Breuer nennen das genannte Verhalten die „Selbststeuerung der Athmung", indem sie annehmen, dass auch bei der aktiven Athmung die Vagusenden in gleichem Sinne rhythmisch erregt werden. Bei einer jeden Inspirationsbewegung wird die Lunge gedehnt, und dadurch werden in ihr die exspiratorisch wirkenden Fasern des Vagus gereizt, so dass die Inspiration gehemmt und das Zustandekommen der Exspiration beschleunigt wird. Bei einer jeden Exspiration hingegen sinkt die Lunge zusammen, und dabei werden die inspiratorisch wirkenden Fasern des Vagus erregt, welche somit das Zustandekommen der nächsten Inspiration beschleunigen.

Eine mechanische Reizung von Nerven durch Dehnung des Lungengewebes ist sehr wohl denkbar, hingegen eine solche durch Zusammenfallen desselben weniger einleuchtend. Es ist übrigens von Rosenthal gezeigt worden, dass unabhängig von den Volumsschwankungen der Lunge eine continuirliche Erregung der inspiratorisch wirkenden Vagusfasern besteht. Wenn man nach der Methode von Hook einen constanten Luftstrom durch die Lunge bei offenem Thorax hindurchleitet, indem man die Luft durch Einstiche in die Lunge austreten lässt, so kann man die Thiere im Zustande der Eupnoe erhalten und sehen, dass die Durchschneidung der Vagi dieselbe Verlangsamung und Verstärkung der Athmungen zur Folge hat wie sonst. Also werden die Lungenäste auch ohne Volumsschwankungen der Lunge in inspiratorischem Sinne durch gewisse uns noch unbekannte Reize erregt, vielleicht solche chemischer Natur, welche vom Blute ausgehen. Die inspiratorisch wirkenden Fasern überwiegen offenbar an Zahl die exspiratorisch wirkenden, denn bei einer Reizung des Nervenstammes am Halse erhält man fast constant eine Inspiration, wenn man nach Rosenthal die Mitreizung des N. laryng. super. vermeidet.

Nach dem Vorhergehenden haben wir den N. vagus als einen Regulator der Athembewegungen anzusehen. Es erklären sich aus seinen Funktionen manche Veränderungen im Modus der Athembewegungen, welche unter physiologischen und pathologischen Verhältnissen auftreten. Wenn aus irgend welchen Ursachen die Lunge in grösseren Parthien nicht ausdehnbar ist, so tritt eine Dyspnoe ein, welche in vermehrter Respirationsfrequenz besteht, während die einzelnen Athemzüge flacher als gewöhnlich sind. Diese zweckentsprechende Regelung der Athmung ist darauf zurückzuführen, dass das restirende lufthaltige Lungengewebe bei der Inspiration stärker gedehnt und die Exspiration daher schneller als in der Norm ausgelöst wird. Wenn hingegen die Athemwege verengt sind, so erfolgt zweckentsprechend eine Dyspnoe, welche in vertieften und langsameren Athemzügen besteht, um die gesetzten Widerstände zu überwinden. In diesem Falle wird in Folge der langsamen Dehnung der Lunge die exspiratorische Wirkung des Vagus viel später eintreten als gewöhnlich.

Wirkung des N. laryng. super. — Der N. laryng. super. hat ebenfalls einen Einfluss auf die Athembewegungen. Als sensibler Nerv

des Kehlkopfes vermittelt er einen reflectorischen Akt, die Hustenbewegung. Sobald die Kehlkopfschleimhaut, sei es durch eingedrungene Fremdkörper oder Absonderungen, geeizt wird, so schliesst sich reflectorisch die Stimmritze, was durch den N. laryng. infer. besorgt wird. Dann erfolgt eine kräftige Exspirationsbewegung, welche die Glottis sprengt und den Inhalt des Kehlkopfes herausbefördert. Rosenthal hat gezeigt, das eine Reizung des Nerv. laryng. super. die Inspiration hemmt und bei weiterer Verstärkung eine aktive Exspiration erzeugt. Die Durchschneidung dieses Nerven verändert den Modus der Athembewegung an sich nicht, derselbe befindet sich daher nicht in dauernder Erregung und geräth nur durch äussere Reize gelegentlich in Thätigkeit.

Entstehung der Athmung bei der Geburt. — Eine wichtige Frage, welche lange Zeit hindurch vielfach discutirt worden ist, betrifft die Entstehung der Athembewegungen bei der Geburt. Diese Frage ist nur unter Berücksichtigung aller bisherigen Kenntnisse über die Athmung zu beantworten. Früher glaubte man, dass die Reize der peripheren Nerven und des Vagus nach der Geburt die Athembewegungen auslösen. Seitdem wir aber wissen, dass das Athemcentrum ein automatisches ist, müssen wir die Entstehung der Athmung bei der Geburt auf die Veränderungen des Blutes zurückführen. In der Placenta findet der Gaswechsel des Fötus statt, indem das fötale Blut aus dem mütterlichen O aufnimmt und CO_2 an dasselbe abgiebt. Es ist hinreichend festgestellt, dass der Fötus keine Athembewegung macht, so lange der Placentarkreislauf ungestört vor sich geht, dass aber intrauterine Athembewegungen stattfinden, wenn dieser Unterbrechungen erleidet, z. B. durch Compression der Nabelschnur. Sobald daher das Blut des Fötus an O verliert und an CO_2 reicher wird als normal, so wirkt es erregend auf das Athemcentrum ein. Das normale Blut hingegen übt auf das Athemcentrum des Fötus keinen Reiz aus, während das Blut von demselben Gasgehalt das Athemcentrum des mütterlichen Organismus in Thätigkeit versetzt; (in der Placenta findet ein vollkommener Gasaustausch des fötalen und mütterlichen Blutes statt). Es ist dies nur daraus zu erklären, dass die Gewebe des Fötus einen viel geringeren Stoffwechsel haben als die des Geborenen, sie entziehen dem Blute weniger O und produciren weniger CO_2, so dass sie beständig mit O gesättigt sind. Das Blut der Nabelvene ist auch, wie Pflüger bemerkt hat, nur um weniges heller als das der Nabelarterien. Der Fötus befindet sich daher in einer beständigen Apnoe. Die Athmung beginnt bei der Geburt erst, wenn das Athemcentrum einen Theil seines O verloren hat.

Andere Einflüsse auf die Athembewegungen. — Ausser dem Vagus wirken auch andere Nerven, aber nicht in constanter und bestimmter Weise auf die Athmung ein. Nach Durchschneidung anderer Nerven ändert sich die Athmung zwar nicht, aber Reizungen sensibler Nerven und Organe haben nicht selten Beschleunigungen oder Verstärkungen der Athmung zur Folge. Begiessen der Brust- und Bauchhaut mit kaltem Wasser ruft heftige Athembewegungen hervor. Man bedient sich namentlich der Hautreize, um bei Erstickten oder asphyktisch Geborenen die Athembewegungen wachzurufen; auch haben diese Reize im Allgemeinen den Zweck, die gesunkene Erregbarkeit der Nervencentren wieder herzustellen.

Durch unseren Willen können die Athembewegungen mannigfach modificirt werden, vermöge der Verbindungen zwischen Grosshirn und Athemcentrum. Psychische Erregungen sind häufig von Beschleunigungen und Verstärkungen der Athmung begleitet.

Die Verstärkung und Beschleunigung der Athembewegungen durch Muskelthätigkeit erklärt sich am einfachsten aus dem stärkeren O-Verbrauch und der vermehrten CO_2-Production in den Muskeln. Zuntz und Geppert fanden bei Muskelbewegungen als Folge der verstärkten Lungenventilation eine Uebercompensation des O-Gehaltes im arteriellen Blute ohne Vermehrung der CO_2 desselben, und glauben daher, dass das Athemcentrum auch durch gewisse Producte des Muskelstoffwechsels gereizt werde.

D. Athmung in veränderter Luft und fremden Gasen.

Einfluss des Luftdrucks. — Die atmosphärische Luft behält zwar eine constante Zusammensetzung, aber sie erleidet grössere oder geringere Schwankungen des Druckes. Man hat daher untersucht, welchen Einfluss die Druckänderungen der Luft auf die Athmung und den Gesammtorganismus ausüben.

Beim Besteigen sehr hoher Berge hat man gewisse Störungen des Allgemeinbefindens bemerkt, Schwindel, Ohrensausen, Ohnmacht, welche man als eine Wirkung des verminderten Luftdruckes angesehen hat. Aber es bleibt fraglich, was in diesen Fällen auf Rechnung der körperlichen Anstrengung, der Kälte u. s. w. zu setzen ist, da bei den erreichten Höhen von 6000—8000 m ein O-Mangel wohl noch nicht eintreten kann. Auf der mexikanischen Hochebene, auf der der Luftdruck um 200 mm Hg niedriger ist als in der Tiefebene, leben Menschen und Thiere dauernd ohne irgend welche Beschwerden.

Man hat, um die Wirkungen starker Verminderung des Luftdrucks zu prüfen, Thiere unter die Glocke der Luftpumpe gesetzt und gesehen, dass bei 300 mm Hg Athembeschwerden beginnen. Die Thiere gehen schliesslich unter heftiger Dyspnoe zu Grunde, und zwar Vögel schon bei 120—150 mm Hg, Säugethiere erst bei 60—100 mm Hg, während Amphibien einige Zeit im Vacuum noch existiren können, ohne zu sterben. Man hat lange geglaubt, dass die Thiere durch O-Mangel in der verdünnten Athmungsluft zu Grunde gingen. Hoppe-Seyler hat aber nachgewiesen, dass dem nicht so ist. Vielmehr findet bei geringem Luftdruck eine Gasentwicklung im Blute statt, so dass man nach dem Tode Gasblasen im Herzen und den grossen Gefässen vorfindet, wodurch Stillstand des Herzens eintreten kann und Luftembolien in den Lungengefässen erfolgen können. Ausserdem beobachtet man eine starke Aufblähung des Abdomens durch Ausdehnung der Darmgase, wodurch die Athembewegungen stark beschränkt werden. Sehr deutlich sieht man auch beim Wiederzulassen von Luft zur Glocke ein Zusammensinken des Abdomens.

Beim Besteigen hoher Berge dürfte eine solche Entwicklung von Gasen im Körper nicht zu befürchten sein, da die Gase Zeit haben, allmählich zu entweichen. Wohl aber scheint dies bei zu schnellem

Aufsteigen im Luftballon eine drohende Gefahr zu sein. Daraus erklärt sich wohl der Unglücksfall, der sich vor mehreren Jahren zu Paris ereignete, als zwei Luftschiffer sehr schnell bis auf 8000 m Höhe aufstiegen. Der eine von ihnen starb auf der Fahrt, während der andere noch mit dem Leben davonkam. Ein O-Mangel konnte in dieser Höhe wohl noch nicht eingetreten sein.

Ueberhaupt ist beim Aufenthalt in hochgelegenen Orten die O-Aufnahme keineswegs wesentlich beeinträchtigt, was aus der chemischen Bindung dieses Gases folgt, wohl aber mag die CO_2-Abgabe, welche sich mehr nach dem Druck richtet, daselbst erleichtert sein. Vielleicht ist zum Theil darauf die günstige Wirkung der Höhenluft bei Phthisikern zurückzuführen.

Nach Versuchen von Paul Bert sinkt der O-Gehalt des Blutes erst merklich bei einem Druck von etwa ½ Atmosphäre. Er fand bei 760 mm Hg 17,4% O und 33,8% CO_2, bei 360 mm Druck 10,8% O und 22,8% CO_2.

Auch die Wirkung einer Athmung in verdichteter Luft ist vielfach untersucht worden (Panum, G. v. Liebig). Geringe Druckerhöhungen bis 2 Atmosphären werden vom Menschen gut ertragen. Man muss beim Aufheben des Druckes vorsichtig verfahren, indem man den Druck allmählig abnehmen lässt, weil sonst die Entwicklung von Gasen im Körper üble Zufälle, Ohrensausen, Schwindel, Ohnmacht herbeiführen kann. Die Athmung in pneumatischen Cabinetten, in welchen die Luft verdichtet wird, bringt oft bei Asthmatischen günstige Wirkungen hervor, die wohl auf die erleichterte O-Aufnahme zurückzuführen sind. Denn wenn auch die O-Bindung im Blute eine chemiche ist, so wird die Diffusion des O durch die Capillarmembranen hindurch durch Erhöhung des O-Druckes in den Alveolen doch beschleunigt. Die CO_2-Ausscheidung sollte freilich unter höherem Drucke beeinträchtigt sein, doch wird sie durch reichlichere O-Zufuhr wiederum begünstigt. Auch thut man gut, die CO_2 in solchen Räumen zu absorbiren. Paul Bert hat an Thieren den Einfluss eines sehr hohen Druckes untersucht und gesehen, dass bei 10 Atmosphären Dyspnoe beginnt und bei etwa 14 Atmosphären der Tod unter den Erscheinungen der Erstickung eintritt. Wendete er reinen O an, so starben die Thiere schon bei einem Drucke von 3—4 Atmosphären. Er schliesst daraus, dass der O unter hohem Drucke giftige Eigenschaften annimmt. Worin diese ihren Grund haben, ist nicht aufgeklärt. Pflüger erinnert daran, dass Phosphor unter hohem O-Druck nicht leuchtet und vermuthet, dass die Oxydationen unter hohem O-Druck im lebenden Körper aufhören; doch hat man sonst nicht constatirt, dass die oxydirenden Wirkungen des O unter hohem Drucke abnehmen. Paul Bert fand, dass bei Erhöhung des Druckes das Blut nur wenig O mehr aufnimmt, nachdem das Hämoglobin sich ad maximum gesättigt hat, dass auch der CO_2-Gehalt auffallenderweise nur wenig zunimmt, wohl aber der N-Gehalt proportional dem Drucke steigt. Bei 10 Atmosphären Druck hatte das Blut 24,6% O, 36,4% CO_2 und 11,3% N.

Reiner O. — Die Athmung in reinem O-Gas unter gewöhnlichem Drucke unterscheidet sich wenig von der Luftathmung. Eine Vermehrung der Oxydationsprocesse, welche ältere Beobachter gesehen haben wollen, ist nicht zu constatiren.

Andere Gase. — Die übrigen Gase sind in ihrem Verhalten zur Athmung von Joh. Müller in die respirabeln und irrespirabeln eingetheilt worden.

Die respirabeln Gase können indifferent oder giftig sein. Zu den indifferenten gehören der N, H und Grubengas CH_4. Zu den giftigen Gasen gehören CO, CO_2, N_2O, NO, SH_2, PH_3, AsH_3, CyH.

Irrespirable Gase sind solche, welche bei ihrer Einathmung durch Reizung der Schleimhaut Hustenkrämpfe erzeugen, wie Cl, NH_3, alle Säuredämpfe u. s. w.

Viertes Capitel.

Die Verdauung und Secretion.

Allgemeines. — Die in den Darmcanal aufgenommenen Nahrungsmittel unterliegen daselbst der Verdauung, welche die Aufgabe hat, die Aufnahme der Nahrungsstoffe vorzubereiten. Einige Nahrungsstoffe bedürfen einer solchen Einwirkung nicht, nämlich das Wasser und alle in Wasser leicht löslichen Stoffe, wie der Zucker und die Salze. Andere hingegen, welche in Wasser unlöslich oder schwer löslich sind, wie Stärke, Eiweisskörper, Fette, werden durch die Verdauung entweder in lösliche Producte verwandelt oder in einer Emulsion mechanisch fein zertheilt, so dass sie leicht in die Säfte des Körpers aufgenommen werden können.

Die Vorgänge, welche bei der Verdauung stattfinden, sind daher im Wesentlichen chemische. Sie werden durch die Verdauungssecrete hervorgebracht, welche sich aus den Anhangsdrüsen des Darmes in die Darmhöhle ergiessen, um hier auf die Nahrungsstoffe einzuwirken. Der chemische Process der Verdauung wird durch mechanische Vorgänge gefördert und beschleunigt, und zwar zunächst durch die Kaubewegungen, welche die Nahrungsmittel möglichst zerkleinern, und alsdann durch die peristaltischen Bewegungen der einzelnen Abschnitte des Darmcanals, wodurch eine ausgiebige Vermischung des Darminhaltes mit den Verdauungssäften herbeigeführt wird.

Die Secretion der Verdauungssäfte ist mit dem Verdauungsvorgange auf das Innigste verknüpft. Die in ihnen aus dem Blute abgeschiedenen Stoffe werden zum grossen Theil, nachdem sie ihrer Funktion gedient haben, bei der Resorption wieder als solche oder in chemischer Veränderung dem Blute zurückgeführt. Sie machen, wie man sagt, einen intermediären Kreislauf durch.

1. Der Speichel.

In der Mundhöhle wird der erste Verdauungssaft abgesondert, der Speichel. Der gemischte Speichel oder Mundspeichel ist das Secret der drei Speicheldrüsen, der Glandula submaxillaris, sub-

lingualis und parotis, mit welchem sich das Secret der Schleimdrüsen der Schleimhaut mischt. Letztere sind die Gl. labiales, buccales und palatinae.

Die Speicheldrüsen. — Die Speicheldrüsen gehören zu den zusammengesetzt acinösen Drüsen. In ihrer Acinis liegen die secretorischen Drüsenzellen, welche das Secret bereiten. In der Gl. submaxill. und sublingual. sieht man zwei Zellenformen (Fig. 55 *A*): Die einen liegen der Membran. propria des Acinus dicht an, sind platt oder halbmondförmig gestaltet und werden Gianuzzi'sche Halbmonde oder nach Heidenhain Randzellen genannt. Sie bestehen aus eiweisshaltigem Protoplasma und färben sich mit ihren Kernen stark durch Carmin und andere Farbstoffe. Die anderen liegen in dem Hohlraum des Acinus, die Centralzellen nach Heidenhain; sie sind hellere,

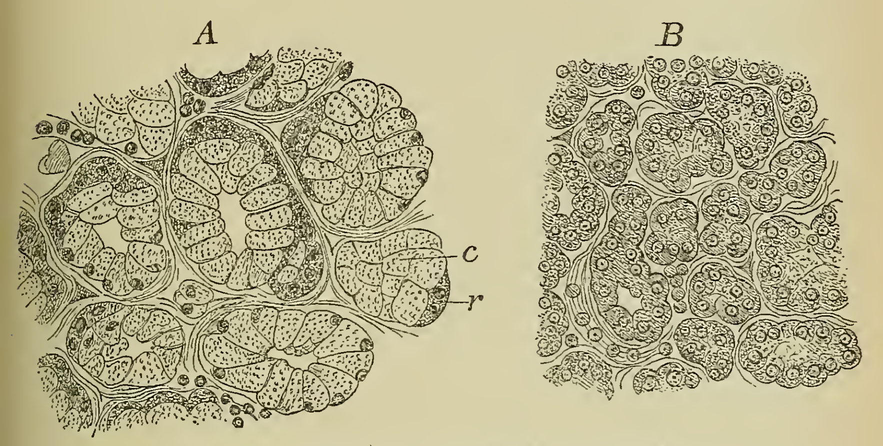


Fig. 55. Speicheldrüse (Schleimdrüse) nach Heidenhain: *A* Ruhe, *r* Randzellen, *c* Centralzellen *B* Thätigkeit.

mucinhaltige Zellen und färben sich in Carmin nur schwach. Da diese Drüsen ein schleimhaltiges Secret liefern, hat man sie Schleimdrüsen genannt.

In der Parotis hingegen findet sich nur eine Art von Zellen, welche die Membr. propr. auskleiden, eine cubische Gestalt haben und aus feinkörnigem, eiweisshaltigem Protoplasma bestehen, das sich stark tingirt. Man rechnet sie zu den Eiweissdrüsen, da ihr Secret schleimfrei und eiweisshaltig ist.

Morphologische Elemente des Speichels. — In dem gemischten Mundspeichel finden sich morphologische Elemente vor. Man sieht darin bei mikroskopischer Betrachtung die „Speichelkörperchen“, welche ihrer Gestalt und Eigenschaft nach zu den Leucocyten gehören. Es sind rundliche Zellen mit feinkörnigem Protoplasma, in welchem man deutliche Brown'sche Molekularbewegung erkennt. Sie kommen in dem gemischten Mundspeichel zahlreicher als in dem Secret der Gl. submaxill. und parotis vor. Sie sind als ausgewanderte, farblose Zellen des Blutes oder der Lymphe zu betrachten. Nach Stöhr stammen sie hauptsächlich aus den Follikeln der Tonsillen. Man findet ferner im Speichel mehr oder weniger ab-

gestossene grosse, platte Epithelzellen der Mundschleimhaut vor. Es kommen alsdann ungeformte Partikel und mehrfache Mikroorganismen darin vor, deren Keime mit den Speisen und aus der Luft aufgenommen werden.

Chemische Eigenschaften desselben. — Der Speichel ist eine zähe, fadenziehende, trübe Flüssigkeit, welche eine schwach alkalische Reaktion besitzt. Er enthält meist $\frac{1}{2}$ bis höchstens 1 % feste Bestandtheile, ferner Gase.

Die organischen Bestandtheile des Speichels sind: 1. das Mucin, der Schleimstoff, ein Albuminoid, welches dem Speichel die schleimige Beschaffenheit verleiht und durch Zusatz von Alkohol und Essigsäure gefällt wird. Wir finden 2. geringe Eiweissmengen vor, welche zu den Globulinen gehören. Der wichtigste Bestandtheil des Speichels ist aber 3. das Ptyalin, der Speichelstoff, welcher dem Speichel die verdauende Wirkung ertheilt.

Es ist von Leuchs (1831) die wichtige Thatsache gefunden worden, dass der Speichel die Fähigkeit besitzt, Amylum in Zucker zu verwandeln. Am schnellsten geht diese Umwandlung mit der gequollenen Stärke, dem Kleister, vor sich, langsamer mit der rohen Stärke. Durch Körperwärme, von 38—40 ° C., wird der Process sehr beschleunigt. Stellt man ein Reagensglas mit Stärkelösung, zu der man Speichel zugesetzt hat, in ein erwärmtes Wasserbad, so wird die Lösung nach wenigen Minuten dünnflüssiger und klarer. Es findet eine Umwandlung des Amylums in lösliche Stärke, Amidulin und dann in Erythrodextrin und Achroodextrin statt, aus denen eine Zuckerart entsteht, welche rechtsdrehend ist und Metalloxyde reducirt.

Man hat diesen Zucker Ptyalose genannt, doch scheint er mit der Maltose identisch zu sein. Mit verdünnten Säuren gekocht verwandelt er sich in Dextrose.

Das Ptyalin hat die Eigenschaften eines diastatischen Fermentes, es verhält sich ebenso wie die Diastase des Malzes. Durch Kochen des Speichels geht die diastatische Eigenschaft desselben verloren, in der Kälte ist seine Wirkung verzögert. Man hat das Ptyalin möglichst rein darzustellen gesucht. Nach einer auf das Pepsin angewendeten Methode von Brücke hat Cohnheim Phosphorsäure und Kalkmilch zum Speichel zugesetzt; dem entstehenden Niederschlage von phosphorsaurem Kalk haftet das Ptyalin an, das sich durch Auswaschen mit Wasser davon trennen lässt. Es bildet eine N-haltige amorphe Substanz, welche keine Eiweissreaktionen zeigt, und in hohem Grade diastatische Wirkungen hervorbringt. Kleine Mengen derselben können beträchtliche Mengen von Amylum in Zucker umwandeln, doch ist nach Paschutin dieses Vermögen nicht unbegrenzt; es wächst mit der Ptyalinmenge sowohl die Schnelligkeit der Umwandlung, als auch die Menge des erzeugten Zuckers. Nach der Methode von v. Wittich kann man auch aus den Speicheldrüsen das Ferment mit Glycerin extrahiren, welches die bemerkenswerthe Eigenschaft besitzt, alle Verdauungsfermente und viele andere Fermente zu lösen.

Im Speichel sind ferner Salze enthalten, unter denen die Chloralkalien, die kohlensauren und phosphorsauren Alkalien und Erden zu nennen sind. Aus angesammeltem Speichel fällt häufig phosphorsaurer

Kalk aus. Ganz besonders merkwürdig ist aber im Speichel das Vorkommen von Schwefelcyan-(Rhodan-)Kalium oder -Natrium. Dieselben lassen sich durch Eisenchloridlösung nachweisen, die mit ihnen eine blutrothe Färbung giebt. Man hat Anfangs geglaubt, dass das Rhodan durch Zersetzungen in der Mundhöhle entstünde, indessen ist es auch in den Secreten der einzelnen Drüsen aufgefunden worden. Eine Funktion besitzt das Rhodankalium bei der Speichelverdauung nicht, im Blute kommt es nicht vor. Es kann daher dieser Körper wohl nur als ein Nebenproduct der Speichelbereitung angesehen werden.

Die Secrete der Submaxillaris und Parotis kann man gewinnen, wenn man Canülen in den Ductus Warthonianus und Stenonianus einlegt. Beim Menschen erhält man zuweilen Parotidensecret aus Speichelfisteln. Eckhard hat auch vom Munde aus feine Röhren in die Ausführungsgänge beim Menschen eingeführt. Das Secret der Submaxillaris des Menschen enthält viel Mucin, ist daher zähflüssig; das Secret der Parotis hingegen enthält kein Mucin, sondern Albuminate und ist dünnflüssig. Das Parotidensecret ist ferner reich an Ptyalin und an Rhodankalium. Das Submaxillarsecret ist nicht bei allen Thieren gleich beschaffen; beim Hunde ist es mucinreich und arm an Ptyalin, beim Kaninchen enthält es kein Mucin, sondern Eiweiss. In allen Secreten findet man mehr oder weniger Speichelkörperchen vor.

Absonderung des Speichels. — Die Secretion des Speichels geschieht beständig mit grösserer oder geringerer Schnelligkeit. Vermindert sich die Speichelsecretion beträchtlich, so fühlen wir eine höchst lästige Trockenheit im Munde und Rachen. Es wird aber die Secretion bei der Aufnahme der Speisen und während des Kauaktes erheblich beschleunigt. Dieser Vorgang ist ein reflectorischer und wird durch den Reiz hervorgebracht, welchen die Speisen auf sensible Nerven und die Geschmaksnerven der Mund-, insbesondere der Zungenschleimhaut ausüben. Es ist bekannt, dass bei Hungrigen schon der Anblick und Geruch der Speisen eine Speichelsecretion anregen kann. Wenn man einem Thiere eine Canüle in einen Ausführungsgang einer Speicheldrüse einführt, so erzeugt ein Tropfen Essig auf die Zunge gebracht reichliches Ausfliessen von Speichel.

Secretionsnerven. — Es ist von C. Ludwig entdeckt worden, dass es bestimmte Secretionsnerven giebt, welche die Absonderung des Speichels in den Drüsen erregen. Bei der Reizung des peripheren Stumpfes des durchschnittenen Nerv. lingualis tritt eine reichliche Absonderung von Speichel in der Submaxillardrüse ein. Die Secretionsnerven stammen aus der Chorda tympani (Cl. Bernard) und gehen mit den Aesten des N. lingualis durch das Ganglion submaxill. an dem Ductus Warthon. entlang zur Drüse. Auch durch die Reizung des N. sympathicus am Halse wird eine Secretion in der Drüse angeregt. Während aber der Chordaspeichel dünnflüssig ist, beim Hund etwa 1—2 % feste Bestandtheile enthält und reichlich abgesondert wird, ist der Sympathicusspeichel dick und zähflüssig, enthält 3—4 % feste Bestandtheile und fliesst spärlich ab.

Während der Nervenreizung findet auch eine Aenderung der Blutcirculation in der Drüse statt. Die Reizung der Chorda erweitert

die Blutgefässe, da sie die Vasodilatatoren derselben enthält, die Reizung des Sympathicus verengert dagegen durch den Einfluss der Vasoconstrictoren die Blutgefässe der Drüse. Cl. Bernard beobachtete während der Chordareizung ein schnelleres Ausfliessen von hellrothem Blute aus der Drüsenvene, während der Sympathicusreizung ein langsames Ausfliessen von dunkelrothem Blute (s. S. 110). Man hat eine Zeitlang geglaubt, dass der Secretionsprocess in unmittelbarer Abhängigkeit von diesen Aenderungen der Circulation stehe, aber es ist von Ludwig gesehen worden, dass auch am eben getödteten Thiere die Nervenreizung noch eine kurz dauernde Secretion hervorruft. Muskulöse Elemente sind aber nicht vorhanden, welche vorher angesammeltes Secret austreiben könnten. Man ist daher zu der Ueberzeugung gekommen, dass die Secretionsnerven nicht mit den vasomotorischen Nerven identisch sein können. Ein anderer Beweis hierfür liegt in der Wirkung des Atropins, welches die Speichelsecretion hemmt, so dass die Reizung der Chorda keine Absonderung mehr erzeugt, obwohl sie eine Gefässerweiterung herbeiführt (Heidenhain).

Die Secretionsnerven sind daher als specifische Nerven zu betrachten, welche mit den secretorischen Elementen der Drüse in einem physiologischen Zusammenhange stehen müssen. Pflüger giebt an, in der Submaxillaris die Endigung feinster Nervenfasern an den Acinis und deren Zellen gesehen zu haben. Für ein solches Verhalten spricht die Beobachtung von Kupffer, welcher an den Oesophagusdrüsen von Blatta orientalis Nervenendigungen an den Secretionszellen derselben gefunden hat. Man kann sich demnach vorstellen, dass die Secretionsnervenfasern zu den secretorischen Elementen der Drüse in einem ähnlichen Verhältnisse stehen, wie die motorischen Nervenfasern zu den Muskelfasern, so dass der Erregungsvorgang in ihnen gewisse physikalische und chemische Processe auslöst, aus denen sich die Secretionsvorgänge zusammensetzen.

Alle Drüsen besitzen einen cerebralen und einen sympathischen Secretionsnerven. Für die Parotis liegen nach den Versuchen von Ludwig und Rahn die cerebralen Secretionsfasern in dem N. facialis; sie werden demselben aber erst zugeführt durch den Ramus tympanicus (N. Jacobsonii) des N. glossopharyng. Eckhard und Loeb zeigten, dass Reizung dieses Nerven in der Paukenhöhle eine starke Absonderung in der Parotis erzeugt. Von dem Knie des Facialis gehen die Secretionsnerven durch den N. petros. superfacial. minor zum Ganglion oticum und von diesem mit den Aesten des N. auriculo-temporalis in die Drüse (Bernard). Auch sympathische Secretionsnerven empfängt dieselbe aus dem Halssympathicus.

Bei der Reizung der cerebralen Secretionsnerven tritt immer eine stärkere Blutfülle durch gleichzeitige Thätigkeit der Vasodilatatoren in der Drüse ein. Dies geschieht auch bei der natürlichen Anregung der Secretion während des Kauaktes. Obgleich der stärkere Blutzufluss nicht die unmittelbare Ursache der Absonderung ist, so unterhält er doch durch Zufuhr von reichlichem Material die Bildung des Secrets. Dieser Vorgang steht in Uebereinstimmung mit der allgemeinen Thatsache, dass in thätigen Organen eine Gefässerweiterung stattfindet.

Mechanik der Absonderung. — In den Secreten haben wir die im Blute schon präformirten Bestandtheile von den specifischen

Stoffen zu unterscheiden, welche in der Drüse aus dem Nährmaterial gebildet werden. Die präformirten Bestandtheile sind das Wasser, der grösste Theil der Salze, leicht lösliche organische Körper und in geringer Menge auch Eiweisskörper des Blutes. Zu den specifischen Bestandtheilen des Speichels gehören aber vor Allem das Ptyalin und das Mucin, unter den Salzen ist auch das Rhodankalium hierzu zu rechnen. Wenn diastatische Fermente auch in kleinen Mengen in den Geweben nachgewiesen werden können, so ist doch anzunehmen, dass sie erst durch Resorption aus dem Darm dorthin gelangen.

Es ist denkbar, die Absonderungen des Wassers, der Salze und der anderen präformirten Stoffe auf Diffusionsvorgänge zurückzuführen, hingegen können die specifischen Stoffe der Secrete nur durch chemische Processe in den secretorischen Elementen der Drüsen erzeugt werden. Unter den Diffusionsvorgängen erscheint in erster Linie die Filtration geeignet, Flüssigkeit aus dem Blute in die Drüse zu befördern, da unter gewöhnlichen Umständen der Druck in den Capillaren grösser ist als in dem Drüsenhohlraum. Ludwig hat aber gezeigt, dass Letzteres nicht immer der Fall ist. Er verband mit dem Ductus Warthonianus ein Manometer und sah, dass durch Reizung der Chordafasern der Druck in der Drüse höher steigen kann (auf 190—200 mm Hg) als der gleichzeitig in der Carotis herrschende Blutdruck. Es reicht demnach der Blutdruck als treibende Kraft nicht aus, um den Strom in die Drüse zu befördern, aber es wäre zu weit gegangen, daraus schliessen zu wollen, dass die Filtration überhaupt bei der Absonderung keine Rolle spiele. Ein anderer Diffusionsprocess, die Osmose, ist bekanntlich im Stande, einen Flüssigkeitsstrom durch ein poröses Diaphragma auch gegen den herrschenden Druck hindurchzutreiben, wenn sich auf der einen Seite Wasser oder verdünnte Lösungen, auf der andern concentrirtere Lösungen einer Substanz befinden. Man kann sich daher vorstellen, dass aus den Capillaren eine Lymphflüssigkeit in das Parenchym austritt, und dass zwischen dieser und dem Inhalte der Acini ein osmotischer Process stattfindet, der einen starken Druck zu überwinden vermag. In den Zellen der Acini befinden sich in der That Substanzen von hohem endosmotischem Aequivalent, Eiweisskörper und Mucin, während die Lymphflüssigkeit als eine verdünnte Eiweiss- und Salzlösung zu betrachten ist.

Die chemischen Processe, welche in den Drüsenzellen stattfinden, bestehen vornehmlich in der Bildung des Ptyalins und des Mucins, N-haltiger Körper, welche nur aus Eiweisskörpern hervorgehen können. Dass dieser Vorgang in einer Spaltung und wahrscheinlich auch theilweisen Oxydation complicirter Moleküle des lebenden Protoplasmas beruht, kann einem Zweifel nicht unterliegen. Es spricht hierfür die Wärmeerzeugung, welche Ludwig in der Drüse während der Thätigkeit nachgewiesen hat. Er beobachtete, dass in Folge der Chordareizung die Temperatur der Submaxillaris um 1—2 ° C. höher steigt als die Temperatur des zufliessenden arteriellen Blutes, ein Beweis, dass diese Temperatursteigerung nicht etwa von der Erweiterung der Blutgefässe herrührt. Er hat eine solche auch an der Drüse des eben getödteten Thieres gesehen. Heidenhain hat später die Wärmeerzeugung in der Drüse auch bei Sympathicusreizung beobachtet, obgleich

in diesem Falle die Gefässe sich zusammenziehen. Es ist übrigens möglich, dass nicht nur die chemischen, sondern auch die osmotischen Vorgänge mit Wärmebildung verknüpft sind.

Dass die secretorischen Processe in letzter Instanz in den Drüsenzellen ablaufen, ist von Heidenhain durch die morphologischen und mikrochemischen Veränderungen, welche sie bei der Thätigkeit erleiden, hinreichend erwiesen worden. An der Submaxillardrüse des Hundes beobachtet man nach lang fortgesetzter Chordareizung eine bemerkenswerthe Veränderung der Drüsenzellen gegenüber der ruhenden Drüse. Während in letzterer (Fig. 55 *A*) die mucinhaltigen ungefärbten Centralzellen fast den ganzen Hohlraum des Acinus ausfüllen und die platten gefärbten Randzellen nur an der Membr. propr. liegen, sind in der gereizten Drüse (Fig. 55 *B*) die Centralzellen geschrumpft, die Randzellen stark vergrössert und vermehrt. Es lässt sich daraus folgern, dass die Centralzellen ihren Inhalt an das Secret abgegeben oder sich selbst aufgelöst haben und dass die Randzellen durch ihr Wachsthum und ihre Vermehrung neues Bildungsmaterial angesammelt haben. Es wandeln sich wahrscheinlich die Randzellen in Centralzellen um, indem eiweisshaltiges Protoplasma in mucinhaltiges übergeht; der osmotische Flüssigkeitsstrom schwemmt den Inhalt der Mucinzellen heraus oder löst sie gänzlich auf. Man hat die klumpigen Massen, welche sich oft bei der Sympathicusreizung entleeren, als gequollene zusammengeballte Centralzellen angesehen. Die Zellen der Parotis verkleinern sich bei der Reizung, das Protoplasma derselben trübt sich stärker.

Es ist von Heidenhain ferner der Einfluss ermittelt worden, welchen eine verschieden starke und andauernde Reizung der Secretionsnerven auf die Menge und die Zusammensetzung des Secrets ausübt. Wenn man die Chorda der noch unermüdeten Drüse mit wachsenden Reizen erregt, so nimmt mit diesen die abgesonderte Flüssigkeitsmenge zu, gleichzeitig steigt aber auch darin der Procentgehalt an organischer Substanz, während der der Salze derselbe bleibt. Wenn man die Reizung des Nerven mit mässigen Reizen fortsetzt, so kann man beträchtliche Secretmengen erhalten, deren Volumen das der Drüse weit übersteigt. Man beobachtet dabei, dass die in gleichen Zeiten gelieferten Flüssigkeitsmengen dieselben bleiben, dass aber die Menge der organischen Bestandtheile derselben allmählig sinkt, während die Menge der Salze darin constant bleibt. Es tritt also eine Ermüdung der Drüse für die Bildung der organischen Substanzen des Speichels ein, nicht aber für die Absonderung des Wassers und der Salze, so lange der Nerv seine Erregbarkeit behält. Wenn man nun die so ermüdete Drüse mit stärkeren Reizen erregt, so vermehrt sich zwar der Flüssigkeitsstrom noch, aber der Procentgehalt an organischer Substanz im Secret nimmt alsdann ab.

Heidenhain deutet diese Erscheinungen durch die Annahme, dass es zwei Arten von Secretionsfasern in den Nerven giebt, erstens solche, welche die Absonderung des Wassers und der Salze (präformirte Stoffe) bewirken, die „secretorischen Fasern“, und zweitens solche, welche die Bildung organischer Secretbestandtheile anregen, die „trophischen Fasern“. Beide Vorgänge verhalten sich verschiedenartig. Die Drüsenzellen ermüden in der Thätigkeit, die organischen Bestandtheile

des Secretes zu erzeugen, für die Absonderung des Flüssigkeitsstroms tritt aber eine Ermüdung nicht ein. Beide Vorgänge stehen zwar in einem innigen Zusammenhang mit einander, lassen aber getrennte Ursachen zu. Die oben gemachte Annahme, dass der Flüssigkeitsstrom ein osmotischer sei, würde es begreiflich machen, dass eine Ermüdung für diesen Vorgang nicht stattfindet, so lange der Nerv bis in seine Endapparate reizbar bleibt. Der Unterschied der Chorda- und Sympathicuswirkung beruht nach Heidenhain darauf, dass erstere mehr secretorische, letztere mehr trophische Nervenfasern enthält.

Versuche an der Parotis des Hundes bestätigen die Ansicht von Heidenhain. Man findet nämlich, dass bei diesem Thiere die Reizung des Sympathicus gar kein Secret liefert und doch nicht ohne Einwirkung auf die Drüse ist. Die Reizung des cerebralen Nerven, des N. tympanicus, liefert ein dünnflüssiges Secret von etwa 0,5 % an organischen Bestandtheilen; reizt man aber gleichzeitig den Sympathicus, so vermehrt sich die Concentration an organischer Substanz auf 2 %. Auch wenn man den Sympathicus allein ohne sichtbare Absonderung gereizt hat, giebt die nachfolgende Reizung des cerebralen Nerven einen concentrirteren Speichel als vorher. Beim Hunde enthält nach Heidenhain der Sympathicus ausschliesslich trophische Fasern.

Paralytische Absonderung, Gifte. — Nach der Durchschneidung der Nerven stockt die Secretion, beginnt aber nach einigen Stunden wieder und hält Tage lang an. Bernard nennt diese Secretion die paralytische; sie ist, wie es scheint, mit der Degeneration des Nerven verknüpft und hört auf, wenn dieselbe vollendet ist und die Drüse atrophirt. Wie schon erwähnt, lähmt das Atropin die Secretionsnerven und zwar, wie anzunehmen, an ihren peripheren Enden in der Drüse; es hat daher Trockenheit im Munde zur Folge. Dagegen übt das Pilocarpin (aus den Blättern von Pilocarpus, Brasilien) einen Reiz auf die Nervenenden in der Drüse aus und erzeugt Speichelfluss. Auch nach Durchschneidung der Nerven ruft es eine starke Absonderung hervor. Bekannt ist ferner seit langer Zeit der Speichelfluss, welchen Hg-Präparate verursachen.

Menge und Wirkung des Speichels. — Die Menge des in 24 Stunden abgesonderten Speichels ist eine nicht unbeträchtliche. Bidder und Schmidt schätzen diese Quantität beim Erwachsenen auf 1500 g. Die gesammte Speichelmenge wird theils mit den Speisen in den Magen befördert, theils in der Zwischenzeit leer hinabgeschlungen und zum grössten Theil bei der Resorption unter Veränderung ihrer Bestandtheile wieder in das Blut aufgenommen.

Die verdauende Wirkung des Speichels erstreckt sich nur auf das Amylum der Speisen. Das gequollene Amylum wird schon in der Mundhöhle während des Kauaktes zum Theil in Zucker verwandelt. Wenn wir gekaute Massen von Kartoffeln oder Brod untersuchen, so können wir darin den entstandenen Zucker nachweisen. Die Amylumverdauung beginnt demnach in der Mundhöhle, wird aber für gewöhnlich im Magen weiter fortgesetzt.

Die Umwandlung des Amylums in Zucker ist von höchstem Nutzen für die Ernährung. Das Amylum gehört zu den colloiden Stoffen, welche unächte Lösungen bilden und schwer durch Membranen filtriren und diffundiren. Der Zucker hingegen gehört zu den krystalloiden

Stoffen, welche in ihren Lösungen leicht durch Membranen diffundiren. Er kann daher durch die Resorption leicht in die Säfte und das Blut aufgenommen werden.

Einwirkungen auf andere Nahrungsstoffe besitzt der Speichel nicht. Weder Eiweisskörper noch Fette werden durch denselben verändert.

Im Uebrigen löst der Speichel leicht lösliche Körper, wie Salze, Zucker u. A. auf, insbesondere erleichtert er aber das Hinabschlingen des Bissens, indem er denselben einhüllt und vermöge seines Mucingehaltes schlüpfrig macht. Das Schlingen ist bei mangelnder Speichelabsonderung erheblich erschwert und verlangsamt.

2. Die Magenverdauung.

Die Magendrüsen. — Im Magen kommen die Speisen mit dem Magensafte, einer sauer reagirenden Flüssigkeit, in Berührung, welche von den Magensaftdrüsen abgesondert wird. Diese Drüsen (Fig. 56) sind von tubulöser Gestalt und in der Schleimhaut des Magens dicht an einander gereiht. Die Cylinderepithelzellen der Schleimhaut setzen sich eine Strecke weit in das offene Ende der Tubuli fort und gehen hier in die Drüsenzellen über. In dem Fundus des Magens enthalten die Drüsen zweierlei Zellenformen, erstens grosse dunkelkörnige Zellen, welche seit langer Zeit als Laabzellen bekannt sind und von Heidenhain Belegzellen genannt wurden, weil sie der Wandung der Membran. propr. in Ausstülpungen derselben dicht anliegen, und zweitens kleinere, hellere, polyedrisch bis cylindrisch gestaltete Zellen, welche im Innern der Tubuli liegen und von Heidenhain Hauptzellen genannt worden sind.

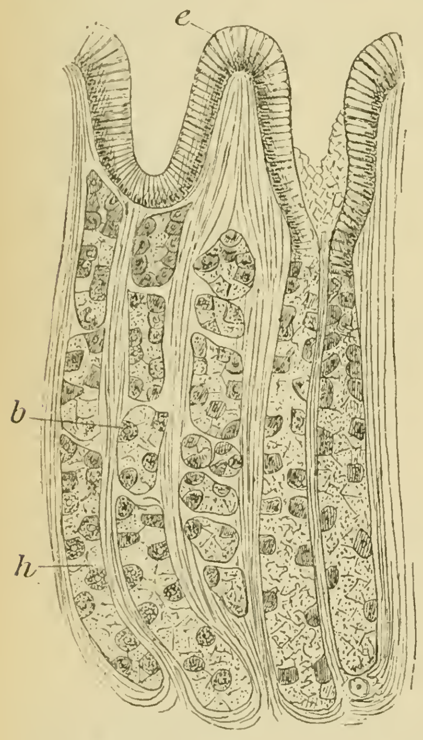


Fig. 56. Magensaftdrüsen nach Heidenhain: *b* Belegzellen, *h* Hauptzellen, *e* Epithelzellen.

In den Drüsen der Pylorusgegend kommen keine Belegzellen vor, sondern nur den Hauptzellen ähnliche, kleinere hellere Zellen. Man hat diese Drüsen für Schleimdrüsen gehalten.

Der Magensaft. — Der Magensaft ist eine stark sauer reagirende Flüssigkeit von $\frac{1}{2}$—2% festen Bestandtheilen. Er besitzt die wichtige Eigenschaft, geronnene Eiweisskörper aufzulösen und verdankt dieselbe der Gegenwart zweier Substanzen, der Säure und eines Fermentkörpers.

Die Säure des Magensaftes ist die Chlorwasserstoffsäure.

Prout hat in dem Destillat des Magensaftes Salzsäure nachgewiesen; doch da diese auch durch Zersetzung von Chloriden beim Destilliren entstehen könnte, so haben Bidder und Schmidt die Mengen der Metalle und des Chlors im Magensafte bestimmt und gefunden, dass, wenn selbst alle Metalle an Chlor gebunden wären, doch noch überschüssiges Chlor vorhanden sein müsste. Es ist im Magensafte nicht selten auch Milchsäure vorgefunden worden, doch ist sie nicht als Bestandtheil des Magensaftes anzusehen, da sie aus den Nahrungsmitteln stammen oder aus dem Zucker durch Gährung entstehen kann. Der Säuregehalt ist bei Thieren zu 0,2—0,5 % bestimmt worden; im menschlichen Magensafte scheint er viel geringer zu sein, etwa 0,1—0,2 %.

Das Ferment oder Enzym des Magensaftes ist von Schwann, Wasmann mit Eiweisskörpern verunreinigt dargestellt worden und wurde Pepsin genannt. In reinerem Zustande hat es Brücke erhalten, indem er es durch fein vertheilte Niederschläge aus der Flüssigkeit ausfällte. Solche Niederschläge können durch Zusatz von Kalkwasser und Phosphorsäure, ferner durch Eintragen einer ätherischen Cholesterinlösung erzeugt werden. Das denselben anhaftende Pepsin wird von ihnen durch Extraktion getrennt. v. Wittich hat gefunden, dass das Pepsin durch Glycerin aus der Magenschleimhaut ausgezogen werden kann. Die Salze des Magensaftes (2,2 %) bestehen namentlich aus Chloriden.

Natürlicher Magensaft kann nur aus einer Magenfistel gewonnen werden. Zuerst hat Beaumont (1834) an einem canadischen Jäger (St. Martin), der sich durch eine Schusswunde eine Magenfistel zuzog, die Absonderung und Eigenschaft des Magensaftes untersucht. Seitdem hat man zahlreiche Versuche an Thieren angestellt, denen man Magenfisteln anlegte (Blondlot, Bidder und Schmidt und Andere). Es bedarf immer einer Reizung der Schleimhaut, um Saft aus der Fistel zu gewinnen. Wendet man mechanische Reizungen des leeren Magens an, so ist die Absonderung sehr sparsam, reichlich dagegen, wenn Nahrung in den Magen gebracht wird; aber in diesem Falle ist das Secret durch die eingebrachten Substanzen mehr oder weniger verunreinigt.

Künstlicher Magensaft kann hergestellt werden durch Extraktion der frischen zerkleinerten Magenschleimhaut mit verdünnter Salzsäure bei mässiger Wärme. Die abfiltrirte Flüssigkeit zeigt gut verdauende Wirkungen, doch enthält sie eine Quantität aus der Schleimhaut stammender Verdauungsproducte bereits aufgelöst.

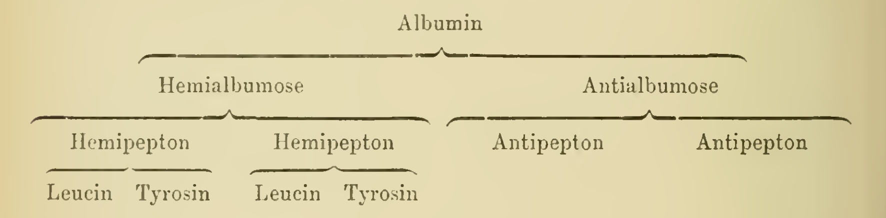
Eine reine künstliche Verdauungsflüssigkeit erhält man durch Zusatz von reinem Pepsin oder von einigen Tropfen eines Pepsinglycerinextraktes zu verdünnter Salzsäure.

Wirkung des Magensaftes. — Der natürliche wie der künstliche Magensaft verwandelt unlösliche und schwer lösliche Eiweisskörper in eine leicht lösliche Modification, welche Pepton genannt wird. Die Säure allein wirkt nur langsam lösend, indem sie zunächst Acidalbumin bildet, ist aber Pepsin gegenwärtig, so erfolgt die Umwandlung in Pepton in verhältnissmässig kurzer Zeit. Bringt man hingegen neutrale Pepsinlösungen zu Eiweisskörpern, so tritt gar keine Einwirkung ein. Das Pepsin vermag nur in saurer Lösung die Eiweisse zu verdauen.

Die Peptone unterscheiden sich von anderen Eiweisskörpern durch folgende Eigenschaften und Reaktionen. Sie sind in Wasser leicht löslich, filtriren und diffundiren in ihren Lösungen durch Membranen leicht hindurch. Diese wesentliche Eigenschaft ertheilt ihnen die Fähigkeit, durch die Resorption gut aufgenommen zu werden.

Man unterscheidet die Peptone von dem Acidalbumin dadurch, dass sie aus ihren sauren Lösungen durch Neutralisation nicht ausgefällt werden. Sie geben mit starken Säuren keine Niederschläge, ferner nicht durch Essigsäure und Ferrocyankalium. Dagegen kann man sie ausfällen mit Quecksilberchlorid und mit Jodquecksilberkalium. Sie geben mit Kalilauge und Kupfersulphat (Biuretreaktion) eine rothviolette Färbung.

Man hat beobachtet, dass bei der Peptonbildung Zwischenproducte auftreten, denen man verschiedene Namen gab. Der Process besteht wahrscheinlich in einer mehrfachen Spaltung des Eiweissmoleküls unter Aufnahme von Wassermolekülen, denn es findet auch eine Peptonbildung statt, wenn Eiweisse unter hohem Druck mit Wasser längere Zeit erhitzt werden. Die Untersuchungen von W. Kühne haben folgendes Schema der Eiweissspaltung ergeben:



Es entstehen nach Kühne zwei Gruppen, die Hemi- und die Antiproducte. Die beiden Albumosen, welche zunächst aus dem Albumin entstehen, sind durch Essigsäure und Ferrocyankalium fällbar, die Hemialbumose wird durch Salpetersäure in der Kälte gefällt und löst sich beim Erwärmen wieder auf. Die Hemi- und Antipeptone unterscheiden sich nur dadurch von einander, dass die ersteren bei der Pancreasverdauung Leucin und Tyrosin bilden, die letzteren dagegen nicht.

Pepsinprobe. — Am schnellsten sieht man bei der Verdauung des frischen Fibrins die Auflösung vor sich gehen; man bedient sich daher am besten des Fibrins, um die Wirksamkeit einer Verdauungsflüssigkeit zu untersuchen.

Grützner hat die Beobachtung dadurch vervollkommnet, dass er das Fibrin vorher mit Carmin gefärbt hat, so dass man den Process der Auflösung an der Färbung der Flüssigkeit verfolgen kann. Bringt man eine Fibrinflocke in ein Reagenzglas mit 0,2—0,5 %iger Salzsäure, so quillt sie nur stark auf, setzt man aber eine Spur Pepsin oder einen Tropfen der Glycerinlösung zu, so geht bei 38—40° C. die Lösung in wenigen Minuten vor sich. Dieser Versuch ist die empfindlichste Pepsinprobe.

Sehr instructiv ist folgender von Grünhagen angegebener Versuch. Man bringt in verdünnter Salzsäure gequollene Fibrinflocken, noch besser zugleich mit Carmin gefärbte, auf ein Filter, welches sich

in einem Wärmetrichter befindet; setzt man etwas Pepsin hinzu, so beginnt in der Wärme sehr schnell eine rothe Flüssigkeit abzutropfen.

Langsamer erfolgt die Auflösung von fest geronnenen Eiweissstücken. Bringt man Stückchen von hart gesottenem Eiereiweiss in die Verdauungsflüssigkeiten, so quellen dieselben zuerst an den Rändern auf und werden daselbst durchscheinend. Allmählig erfolgt von der Oberfläche aus eine Auflösung unter Zurücklassung geringer unlöslicher Reste.

Je schneller die Auflösung erfolgt, um so mehr Zwischenproducte findet man in der Flüssigkeit vor, um so weniger fertige Peptone. Aus der Fibrinlösung erhält man daher auf Zusatz von Salpetersäure oder von Ferrocyankalium viel Albumosen als Niederschlag; erst nach längerer Einwirkung in der Wärme wandeln sich auch diese in Peptone um. In der Lösung der Eiweissstücke findet man zum grösseren Theile Peptone vor.

Die Menge des einwirkenden Pepsins ist für die Schnelligkeit und Intensität der Verdauung nicht gleichgültig. Es nimmt von einem nicht bestimmbaren Minimum bis zu einem gewissen Maximum des Pepsingehaltes, von etwa 0,5 %, die Schnelligkeit der Verdauung zu, ohne bei weiterem Zusatz zu steigen. Ein merklicher Verbrauch des Pepsins scheint hierbei nicht stattzufinden. Allerdings nimmt in einer jeden Verdauungsflüssigkeit die Schnelligkeit der Auflösung allmählig ab; das erklärt sich aber zur Genüge aus der zunehmenden Concentration der Flüssigkeit an Peptonen, denn verdünnt man eine kleine Menge derselben mit Säurelösung, so kann man damit wieder neue Quantitäten Eiweiss lösen. Die Wirkung des Pepsins wird also durch die Anhäufung der Verdauungsproducte verlangsamt und schliesslich sistirt. Innerhalb des Magens ist hinreichend dafür gesorgt, dass eine solche Beeinträchtigung der Verdauung nicht eintritt, da sich immer nur verdünnte Peptonlösungen bilden können, welche in dem Maasse, als sie entstehen, durch Resorption fortgeschafft werden.

Auch der Gehalt an Säure ist auf den Fortgang der Verdauung von Einfluss. Bei einem Gehalt von 0,1—0,7 % an ClH geht die Lösung der Eiweisse gut vor sich, ein höherer Gehalt an Säure verzögert aber den Process, vermuthlich durch Veränderung und schliessliche Zerstörung des Pepsins. Fibrinflocken lösen sich schon in 0,1 %iger Säure leicht, Eiweissstücke bedürfen eines stärkeren Säuregrades. Die Salzsäure kann durch viele andere Säuren ersetzt werden, doch ist ihre Wirkung die günstigste.

Absonderung des Magensaftes. — Die Absonderung des Magensaftes ist keine continuirliche, sondern erfolgt periodisch, sobald Speisen in den Magen eintreten. Im nüchternen Zustande befindet sich im Magen keine saure Flüssigkeit, sondern ein glasiger, alkalisch reagirender Schleim*). Man hatte früher angenommen, dass dieser das Product der Pylorusdrüsen sei, doch ist es möglich, dass er allein aus dem Speichel und den Oesophagusdrüsen stammt, welche auch als Schleimdrüsen anzusehen sind.

An Menschen und Thieren mit Magenfisteln hat man beobachtet, dass die Secretion des Magensaftes durch den Reiz angeregt wird,

*) Durch Ausspülen des nüchternen menschlichen Magens mit Hilfe der Magenpumpe hat man indess schwach sauer reagirende Flüssigkeiten erhalten (Schreiber).

welchen die Speisen hervorrufen. Derselbe ist theils ein mechanischer, theils ein chemischer. An dem geöffneten Magen sieht man, dass mechanische Reize an sich nur geringe Absonderungen hervorrufen; weit wirksamer dagegen verhalten sich chemische Reizmittel, wie Salze, Gewürze, Alkohol und andere. Noch anhaltender ist die Secretion, wenn Nahrungsstoffe zugeführt werden, welche zugleich mechanisch und chemisch erregend wirken. Der Genuss von Wasser bringt noch keine Secretion einer sauren Flüssigkeit hervor, aber schon die Zufuhr von Milch veranlasst eine Absonderung von Magensaft, obgleich die mechanischen und chemischen Reize in diesem Falle nur gelinde sein können. Doch dürften als chemische Reize auch solche zu betrachten sein, welche die Geschmacksnerven in Erregung versetzen. Schiff hat angenommen, dass die Speisen desshalb eine reichlichere Absonderung erzeugen, weil die Drüsen sich durch Resorption von Nährstoffen gewissermaassen laden.

Die Reizung der Magenschleimhaut hat zugleich mit dem Erguss von Magensaft eine stärkere Röthung durch Erweiterung der Blutgefässe zur Folge. Die Schleimhaut des Fundus namentlich ist im Zustande der Verdauung stärker mit Blut gefüllt als im nüchternen Zustande. Der natürliche Secretionsvorgang ist also ähnlich wie in den Speicheldrüsen mit Gefässerweiterung verbunden. Man hat daher untersucht, ob die Secretion unter dem Einfluss des Nervensystems steht. Doch hat weder die Reizung des Nerv. vagus, noch der Aeste des Sympathicus aus dem Ganglion coeliacum und des Nerv. splanchnicus ein positives Resultat ergeben. Auch die Durchschneidung dieser Nerven beeinträchtigt die Secretion nicht.

Wenn man daher Secretionsnerven für die Magendrüsen annehmen will, so muss man sie wohl in den Plexus myentericus der Magenwandung verlegen, dessen Ganglienzellen den Reflex von der Schleimhaut vermitteln könnten.

Bildung desselben. — Das Pepsin sowohl wie die Salzsäure werden in den Drüsenzellen gebildet, da sie im Blute nicht präformirt sind. Das Pepsin als eine N-haltige, complicirt zusammengesetzte Substanz geht wahrscheinlich aus den Eiweisskörpern hervor, die Salzsäure kann nur aus den Chloriden stammen, welche den Drüsen vom Blute geliefert werden. Das Auftreten einer freien starken Säure in einem Secrete erscheint um so auffallender, als das Blut und die Gewebssäfte alkalisch reagiren. Aber diese Thatsache ist unter den Secretionserscheinungen keine vereinzelte. Die Oesophagusdrüse einer Schnecke des Mittelmeeres, Dolium galea, bereitet sogar ein schwefelsäurehaltiges Secret, wie Johannes Müller und Troschel beobachteten.

Um den Ort der Säurebildung festzustellen, hat Brücke die Reaktion der Magenschleimhaut in verschiedenen Schichten untersucht. Nach Entfernung der Muskelhaut trug er die Schleimhaut schichtweise mit der Scheere ab und constatirte, dass die saure Reaktion erst dicht unter der Oberfläche auftrat. Dies Resultat erklärt er aber daraus, dass in der Tiefe das Blut und der Gewebssaft die in den Drüsen enthaltene Säure neutralisiren. Man kann daraus nicht schliessen, dass die Säure erst an der Oberfläche der Schleimhaut entstehe. In gleichem Sinne ist auch der Versuch von Bernard zu deuten, dass Injection von Kaliumeisen-

cyanür und milchsaurem Eisenoxyd in das Blut erst an der Oberfläche der Schleimhaut einen Niederschlag von Berlinerblau gebe, was nur in saurer Lösung geschieht. Man muss trotzdem von der Ansicht ausgehen, dass die Säure in den Drüsenzellen entsteht und sich an den Ausführungsgängen in grösserer Menge ansammelt.

Um die Entstehung der Salzsäure zu erklären, hat man an eine Elektrolyse der Chloride gedacht. In der That zeigen die Drüsen gewisse elektromotorische Eigenschaften (s. 6. Cap. 2. a), indem die freie Absonderungsfläche sich negativ gegen den Fundus der Drüsen verhält. Da aber Schleimhäute, welche alkalische Secrete liefern, dieselben Spannungen zeigen, so ist eher anzunehmen, dass die elektrischen Ströme derselben eine Folge der Secretion sind, als umgekehrt. Es ist dann ferner bis in neuere Zeit angenommen worden, dass eine organische Säure, z. B. die Milchsäure, welche bekanntlich in vielen Geweben entsteht, die Salzsäure aus den Chloriden austreibe. Dies ist bei höherer Temperatur allerdings möglich, dass es aber bei der Temperatur des Körpers geschehen könne, ist wenig wahrscheinlich, mindestens nicht bewiesen. Allerdings hat man sich nach der thermochemischen Theorie vorzustellen, dass in einer Mischung von Chloriden und Milchsäure je nach der Menge letzterer auch freie ClH-Moleküle vorhanden sind, aber es würde eine grosse Menge Milchsäure dazu gehören, um die ClH des Magensaftes frei zu machen. Doch ist von Maly diese Theorie der Säurebildung des Magensaftes unter Zuhilfenahme von Diffusionsprocessen zu stützen versucht worden. Eine Mischung von Milchsäure und Chloriden wurde mit einer Schicht Wasser bedeckt, und es wurde gefunden, dass freie Salzsäure in die oberen Schichten hineindiffundirt. Aber Maly konnte eine Bildung von Milchsäure in der Magenschleimhaut nicht nachweisen, wenn alle Gährungspilze durch arsenige Säure ausgeschlossen waren. Er beobachtete hingegen, dass aus einer Mischung einer Lösung von Chlornatrium oder -Calcium mit einbasisch phosphorsaurem Natron freie Salzsäure in eine Schicht darüber befindlichen Wassers hineindiffundirt. Nun sind diese Salze im Blute allerdings vorhanden, da unter der Einwirkung der freien CO_2 des Blutes sich NaH_2PO_4 bilden kann. Die leicht diffundirenden ClH-Moleküle könnten daher wohl durch Osmose in die Drüsen eintreten. Diese Erklärung befriedigt aber nicht vollständig; denn man sieht nicht ein, wesshalb andere Drüsen, die dasselbe Blut empfangen, unter denselben Bedingungen ein alkalisches Secret liefern. Wir können daher nicht umhin, durchaus anzunehmen, dass die Salzsäure durch chemische Processe in dem Protoplasma der Secretionszellen entsteht, wenn auch der Maly'sche Versuch zeigt, dass die Osmose bei diesem Vorgange eine Rolle spielen dürfte. Gänzlich zurückweisen müssen wir aber bei dieser Gelegenheit die Betrachtungsweise von Bunge, welche darauf hinausläuft, dass jede Zelle diejenigen Stoffe aus dem Blut durch sog. vitale Kräfte anziehe, welche ihr zweckdienlich sind. Solche Kräfte sind nichts Anderes als eine neue Auflage der alten abgethanen Lebenskraft. Dass auch die chemischen Processe der Organismen in ihren Resultaten zu zweckentsprechenden Lebensäusserungen führen, ist nur eine Folge des allgemeinen Darwin'schen Princips. Thiere, welche in ihrem Magen ein alkalisches Secret abgesondert hätten, würden sehr bald an septischen Erscheinungen zu Grunde gegangen sein.

Von Heidenhain sind Beobachtungen über die Veränderungen der Drüsenzellen während der Absonderung angestellt worden. Er findet, dass im ersten Stadium der Verdauung die Hauptzellen sich stark vergrössern und mässig trüben, und dass die Belegzellen ebenfalls anschwellen. Im weiteren Verlauf der Verdauung verkleinern sich die Hauptzellen unter starker Trübung, während die Belegzellen gross und geschwellt bleiben. Nach abgelaufener Verdauung kehren die Zellen in den Ruhezustand zurück, in welchem die Hauptzellen gross und hell erscheinen und die Belegzellen wieder kleiner werden.

Die Pylorusdrüsen sondern kein saures, sondern ein alkalisches schleimiges Secret ab. Sie sind nur mit einer Schicht cylindrischer Zellen ausgekleidet, während ihr Lumen mit Flüssigkeit gefüllt erscheint. Heidenhain und seine Schüler behaupten, dass auch diese Drüsen ein pepsinhaltiges Secret liefern, und schliessen daraus, dass die Salzsäure von den Belegzellen der Fundusdrüsen geliefert werde, das Pepsin dagegen von den Hauptzellen derselben und ebenso von den mit diesen identischen oder ihnen analogen Zellen der Pylorusdrüsen. Gegen die Beobachtung, dass die Pylorusschleimhaut auch pepsinhaltig sei, ist freilich von v. Wittich und Anderen eingewendet worden, dass das Pepsin derselben von Aussen imbibirt sein könne. Um diesem Einwand zu begegnen, hat Heidenhain aus dem Pylorustheil des Magens einen Blindsack nach Art der Thiry'schen Darmfistel (s. d. Cap. 5.) gebildet, und in diesem die Absonderung einer pepsinhaltigen Flüssigkeit nachgewiesen. Freilich findet man auch in vielen anderen Geweben und Flüssigkeiten (Harn) Spuren von Pepsin. Es möchte daher doch noch fraglich erscheinen, ob die Bildung des Pepsins und der freien Säure ganz unabhängig von einander erfolge. Rollett hat beobachtet, dass bei winterschlafenden Thieren die Belegzellen im Winterschlaf ganz schwinden. Er nannte sie daher delomorphe Zellen, die Hauptzellen dagegen adelomorphe.

Vorgänge im Magen. — Die Veränderungen, welche die Speisen im Magen erleiden, sind wesentlich von ihrer Beschaffenheit abhängig. Durch den Magensaft werden hauptsächlich diejenigen Nahrungsmittel am meisten verändert werden, welche viel Eiweisskörper enthalten, die Eier, das Fleisch, die Milch.

Das Eiweiss der Eier löst sich mehr oder weniger schnell im Magensaft auf, langsam, wenn es fest, schneller, wenn es in feinen Flocken geronnen ist. Daher sind hart gesottene Eier weniger leicht verdaulich als weich gekochte. Auch das rohe Eiweiss gerinnt, wenn es mit dem Magensafte in Berührung kommt, bevor es sich in Pepton verwandelt, und da es bei seiner colloiden Beschaffenheit grössere klumpige Massen bildet, so vermischt es sich schlecht mit dem Magensafte. Es ist daher irrig, wenn man glaubt, dass rohe Eier leichter verdaulich wären, als die weich gekochten.

Das Fleisch wird durch den Magensaft stark angegriffen. Die Muskelbündel zerfallen zunächst in einzelne Fasern, und diese zerfallen wiederum der Quere nach in kleinere Stücke und schliesslich in kleinere Querscheiben (Discs). Gleichzeitig quillt der Faserinhalt auf und löst sich theilweise. In dem gekochten und gebratenen Fleische löst sich das in Glutin verwandelte Bindegewebe zwischen den Bündeln und Fasern schnell auf. Die Fasern des gebratenen Fleisches zerfallen schneller als die

des gekochten, in denen das Eiweiss fester und derber geronnen ist. Das erstere ist daher nicht nur nahrhafter, sondern auch leichter verdaulich. In dem rohen Fleisch löst sich das Bindegewebe nur langsam auf, dagegen quellen und lösen sich die Muskelfasern ziemlich schnell auf. Daher ist das feingeschabte rohe Fleisch auch leicht verdaulich.

Auch der mit dem Fleisch oder in der Fleischbrühe genossene Leim wird durch den Magensaft verändert. Die Leimlösungen verlieren schon durch die Gegenwart der freien Säure die Fähigkeit, zu gelatiniren, und werden leichter filtrirbar. Man hat daher auch angenommen, dass sich bei der Verdauung sog. Leimpeptone bilden; doch sind solche noch nicht genügend charakterisirt.

Die Milch gerinnt sofort, wenn sie in den Magen kommt, indem das Casein derselben ausfällt. Dies geschieht erstens durch die Einwirkung der Säure, aber auch zweitens durch die Gegenwart des Laabfermentes, welches man von dem Pepsin zu unterscheiden hat. Dieses Ferment ist namentlich reichlich in dem Laabmagen der Kälber enthalten und bewirkt ohne Gegenwart von Säure eine Gerinnung der Milch. Der ausgewaschene, nicht mehr sauer reagirende Laabmagen wird daher zur Milch zugesetzt, um unter Ausschluss von Milchsäuregährung die süsse Molke aus der Milch herzustellen (s. 6. Cap. 4.). Das Laabferment ist im Magensafte des Menschen nur in geringer Menge enthalten. Je feinflockiger das Casein aus der Milch ausfällt, desto leichter löst es sich in den Verdauungsflüssigkeiten auf. Daher ist Frauenmilch leichter verdaulich als jede Thiermilch. Bei der Auflösung verwandelt sich das Casein in Peptone. Das Käsen der Säuglinge ist ein Zeichen der Secretion normalen Magensaftes, während das Erbrechen ungeronnener Milch auf mangelhafte Absonderung schliessen lässt.

Unter den vegetabilischen Nahrungsmitteln erleiden diejenigen, welche aus dem Mehl der Cerealien hergestellt werden, das Brod und alle Mehlspeisen, auch im Magen eingreifende Veränderungen, da sie in dem Kleber eine beträchtliche Menge von Eiweiss enthalten; ebenso auch die Hülsenfrüchte vermöge ihres Legumingehaltes. Das Amylum der vegetabilischen Nahrung, welches durch den Speichel noch nicht in Dextrin und Zucker verwandelt ist, wird in den Flüssigkeiten des Mageninhaltes zunächst als Kleister gelöst. Man hat sich nun mit der Frage beschäftigt, ob die Amylumlösung im Magen noch weiter der Speicheleinwirkung unterliegt oder nicht. Ein stärkerer Säuregehalt der Flüssigkeit kann allerdings die diastatische Wirkung des Speichels aufheben, bei einem Gehalt von 0,1% Säure im Magensaft ist dies aber noch nicht der Fall, zumal da durch Vermischung mit Speisen und Getränken der Säuregrad noch erheblich herabgesetzt wird. Im Magen des Menschen dürfte also für gewöhnlich die Amylumverdauung durch den Speichel fortdauern, wenn nicht die Säurebildung im Magen eine abnorm starke ist. Wenn Einige im Magen des Hundes keine Zuckerbildung durch Speichel mehr constatiren konnten, so ist dies kein Widerspruch hiergegen, da nach Heidenhain der Säuregrad im Magensaft des Hundes bis zu 0,52% steigen kann. Bei fleischfressenden Thieren hat aber der Speichel überhaupt keine so grosse Bedeutung für die Verdauung, da sie in der Nahrung kein Amylum aufnehmen, bei Fütterung

mit Pflanzenkost aber der pancreatische Saft zur Verdauung des Amylums ausreicht. Es ist zwar auch bei Pflanzenfressern im Magensafte meist mehr Säure gefunden worden als beim Menschen, doch muss man bedenken, dass jene Thiere sehr grosse Mengen Nahrung aufnehmen, in der sich die Concentration des Magensaftes erheblich vermindert. Bei Wiederkäuern endlich hat der Speichel im Pansen reichlich Zeit, auf das Amylum einzuwirken, da erst nach dem Wiederkäuen der im Laabmagen abgesonderte saure Magensaft zu dem Futter hinzutritt.

Der im Mageninhalte vorhandene Zucker erleidet, soweit er nicht als solcher resorbirt wird, zum Theil eine weitere Umwandlung in Milchsäure. Die letztere entsteht nicht im Magensafte und ist in der Magenschleimhaut nicht in grösseren Mengen nachzuweisen, als in anderen Geweben. Bei der Fütterung der Fleischfresser mit Eiweiss und Fett ist sie im Mageninhalte nicht vorzufinden. Daher muss man annehmen, dass sie ausschliesslich durch Gährung der Kohlehydrate in dem Magen entsteht. Da das Bacterium lactis mit der Nahrung in den Magen gelangt und in saurer Flüssigkeit gedeiht, so erklärt sich daraus die Bildung von Milchsäure zur Genüge; sie entsteht nicht nur aus dem Milchzucker, sondern auch aus anderen Kohlehydraten. Es ist auch behauptet worden, dass im Magensafte ein besonderes nicht organisirtes Milchsäureferment vorkomme, ein solches ist aber keineswegs erwiesen. Es kann im Magen ausser der Milchsäuregährung auch Buttersäuregährung stattfinden. Wenn dies in stärkerem Grade beim Menschen der Fall ist, so ist es ein Zeichen gestörter Verdauung, welche durch Mangel an Salzsäure und Vermehrung der Gährungsorganismen im Magen veranlasst ist. Bei der Buttersäuregährung entwickelt sich dann auch CO_2 und H in grösseren Mengen.

Die bisherigen Methoden, die Veränderungen der verschiedenen Speisen im Magen zu beobachten, sind zu unsicher, um daraus ein Urtheil über die Verdaulichkeit derselben zu gewinnen. Beaumont und Andere brachten Stücke von Fleisch, Brod oder anderen Speisen, an Seidenfäden gebunden, durch die Magenfistel in den Magen hinein und liessen sie eine Zeit lang liegen, oder man brachte mit Speisen gefüllte Tüllbeutel in den Magen und untersuchte nach gewisser Zeit deren Inhalt. In neuerer Zeit bedient man sich der Magenpumpe, indem man eine Schlundsonde einführt und den Mageninhalt heraussaugt.

Es ist klar, dass die Verdaulichkeit einer Speise im Allgemeinen von verschiedenen Faktoren abhängen wird, erstens von dem Verhältniss der Menge verdaulicher Stoffe zu der der unverdaulichen, zweitens von ihrer Consistenz und von dem Grade der Zerkleinerung durch den Kauakt. Eine jede Einhüllung verdaulicher Stoffe durch unverdauliche wird die Lösung der ersteren erschweren. Da die Fette im Magen nicht verändert werden, so machen sie, in grösserer Menge genossen, die Speisen schwer verdaulich, indem sie dieselben einhüllen. Die Zubereitung der Speisen hat nicht nur den Zweck, dieselben schmackhafter zu machen, sondern auch im Allgemeinen die Verdauung derselben zu erleichtern.

Während der Verdauung entwickeln sich aus dem Inhalte des Magens mehr oder weniger Gase, welche aus der verschluckten Luft und aus CO_2 bestehen, welche aus kohlensauren Salzen frei wird. Dieselben werden durch Aufstossen (Ructus) nach Aussen entleert. Eine stärkere

Entwicklung von Gasen ist das Zeichen von abnormen Gährungs- und Fäulnissprocessen.

Selbstverdauung. — Man hat sich die Frage vorgelegt, wesshalb der Magensaft die Magenwandungen nicht angreife. Die ältere Ansicht, dass die sog. Lebenskraft den Angriff des Magensaftes abwehre, widerlegte Bernard dadurch, dass er die unteren Extremitäten eines lebenden Frosches durch eine Fistel in den Magen eines Hundes hineinsteckte und deren Verdauung constatirte. Am nächsten liegt es, sich zu denken, dass das Alkali des Parenchyms und des Blutes die etwa eindringende Säure neutralisire. In dem Bernard'schen Versuche kann freilich die beschränkte Alkalimenge des Frosches dem Angriff der Säure auf die Dauer nicht Stand halten. Im lebenden Magen dagegen muss entsprechend der gebildeten Säuremenge eine äquivalente Menge Alkali sich im Blute des Magens entwickeln; Maly will gefunden haben, dass während einer starken Absonderung von Magensaft ein alkalisch reagirender Harn auftreten kann. Es ist aber abgesehen davon gar nicht wahrscheinlich, dass von der Oberfläche der Schleimhaut aus eine merkliche Menge von Säure in das Gewebe eindringen könne, so lange die lebenden Epithelzellen eine schützende Decke daselbst bilden. Dieselben werden wie jedes Epithel beständig abgestossen und erneuern sich durch Wachsthum wieder. Wenn sie sich hingegen in Folge von Eingriffen oder Schädlichkeiten ablösen, so ist das nackte Gewebe der Einwirkung des Magensaftes ausgesetzt, wie dies bei den Magengeschwüren der Fall ist. Bindet man eine Falte der Magenschleimhaut ab, so unterliegt das abgeschnürte Stück der Verdauung. Dass, wie Bernard gezeigt hat, nach dem Tode der Magen sich selbst verdaut, wenn man das Thier in einen Brütofen legt, wird noch weniger Wunder nehmen.

Mechanische Einwirkungen. Der Chymus. — Der nüchterne Magen führt keine Bewegungen aus und liegt mit seiner grossen Curvatur nach unten gewendet. Wird eine reichliche Mahlzeit eingenommen, so wendet er sich in dem Maasse, als er sich füllt, mit der grossen Curvatur nach vorn. Die Cardia bleibt während der Magenverdauung geschlossen, der Pylorus öffnet sich periodisch, um den sich bildenden Speisebrei, den Chymus, in das Duodenum eintreten zu lassen. Durch den Reiz, welchen die Contenta ausüben, werden peristaltische Bewegungen der Magenwände hervorgerufen, welche vornehmlich den Nutzen haben, die Speisen mit dem abgesonderten Magensafte gehörig zu vermischen. Man hat bei Gelegenheit von Magenfisteln gesehen, dass ein durch die Oeffnung eingesenkter Stab mit dem äusseren Ende eine kreisförmige Bewegung ausführt, und daraus geschlossen, dass die Speisen von der Cardia an der grossen Curvatur zum Pylorus und an der kleinen Curvatur wieder zur Cardia zurückbefördert würden. Mit solcher Regelmässigkeit dürfte die Bewegung kaum vor sich gehen, doch ist anzunehmen, dass eine mehrfache Hin- und Herbewegung der Speisen stattfindet. Man hat in älterer Zeit den Bewegungen des Magens eine zu grosse Bedeutung zugeschrieben, indem man glaubte, dass durch diese auch eine Zerreibung des Inhaltes herbeigeführt werde. Einer solchen Einwirkung ist der menschliche Magen und der der Säugethiere nicht fähig, diese Leistung fällt ausschliesslich dem Kauakte zu. Hingegen übernimmt bei den Vögeln der stark entwickelte Muskel-

magen entschieden eine solche Rolle an Stelle des mangelnden Kauapparates. In der Magenwandung der Krebse befinden sich sogar zwei grosse darinnen eingepflanzte Kalksteine, welche den Inhalt zwischen sich verreiben.

So lange der Mageninhalt consistent ist, bleibt der Pylorus, wahrscheinlich in Folge des mechanischen Reizes, fest geschlossen. Wenn sich aber weichere, breiige Massen in dem Antrum pylori angesammelt haben, so erschlafft derselbe und lässt sie hindurchtreten. Dies geschieht periodisch während des ganzes Verlaufes der Verdauung, und macht sich durch ein gurrendes Geräusch bemerklich.

Die Dauer der Magenverdauung richtet sich cet. par. nach der Menge und Beschaffenheit der aufgenommenen Nahrung. Nach einer reichlichen Mahlzeit soll dieselbe beim Menschen 4—6 Stunden betragen. Die Entleerung des Magens geschieht allmählig. Je schneller die Massen in einen leichtflüssigen Brei verwandelt werden, desto früher entleert sich der Magen. Es ist hierzu eine gewisse Menge von Wasser erforderlich, welches theils mit den Speisen, theils als Getränk genossen, theils von dem Magensafte geliefert wird. Es ist ein merkwürdiges Vorurtheil, dem man selbst in wissenschaftlichen Kreisen begegnet, dass man während der Mahlzeit nicht trinken soll, sondern erst nachher, weil man sonst den Magensaft zu sehr verdünne. Das Gefühl des Durstes beim Geniessen fester consistenter Speisen ist indess in diesem Falle ein besserer Führer in unserem diätetischen Verhalten als jede theoretische Ueberlegung. Eine zur Bildung des Chymus gerade hinreichende Wassermenge wird auch in dem ersten Stadium der Verdauung die Einwirkung des Magensaftes nicht beeinträchtigen. Es muss ferner die nöthige Wassermenge vorhanden sein, um die gebildeten Peptone und Zuckermenge nicht nur zu lösen, sondern auch diese Lösungen gehörig zu verdünnen, weil concentrirtere Lösungen gar nicht resorbirt werden und durch ihre Gegenwart die Verdauung beeinträchtigen.

Die Beschaffenheit des Chymus ist selbstverständlich je nach Art der aufgenommenen Nahrung eine verschiedene. Der Chymus besteht aus einer sauer reagirenden Flüssigkeit, in welcher consistente Massen breiartig vertheilt sind. Er ist eine Mischung von verdauten und zum grösseren Theile noch unverdauten Stoffen. Gelöst finden sich darin eine wechselnde Menge von Dextrin, Zucker, Säurealbumin, Albumosen und Peptonen. Das Fett der Nahrung ist zu grösseren Tropfen zusammengeflossen und mit den Massen vermischt.

Bedeutung der Magenverdauung. — Es ist klar, dass die Verdauung im Magen nur eine Vorbereitung für die weitere Verdauung im Dünndarm ist, denn wir finden im Chymus eine grosse Masse noch unveränderter Nährstoffe vor. Von dem Chirurgen Busch in Bonn ist bei einer Frau eine Duodenalfistel beobachtet worden, welche in Folge einer Verwundung durch den Stoss eines Stieres entstanden war. Aus dieser Fistel floss der Chymus mit sammt dem pancreatischen Safte und der Galle nach Aussen ab. Die Patientin magerte in dem Grade ab, dass das Ende durch Mangel der Ernährung zu befürchten war. Es wurde daher das verwachsene Stück des Duodenums geöffnet und durch diese zweite Fistel dem Darme Nahrung zugeführt, wodurch die Ernährung der Patientin

wieder auf die normale Höhe gebracht wurde. Aus diesem Falle kann man nicht schliessen, wie es Manche gethan haben, dass die Magenverdauung von untergeordneter Bedeutung sei, sondern nur, dass sowohl die Verdauung im Magen, als auch insbesondere die Resorption daselbst keineswegs zur Unterhaltung der Ernährung ausreicht; denn die Resorption ist offenbar im Magen viel geringer als in dem langen, hierauf besonders eingerichteten Dünndarme. Dass aber sowohl die Verdauung als auch die Resorption im Magen eine nicht unbedeutende ist, dafür giebt uns die Erfahrung den Beweis, dass wir uns nach längerem Fasten durch Nahrungsaufnahme so schnell gekräftigt fühlen, bevor der Chymus in den Darm getreten sein kann.

Man hat, um den Busch'schen Fall durch das Gegentheil zu ergänzen, versucht, bei Thieren die Magenverdauung gänzlich auszuschliessen. Der Chirurg Czerny in Heidelberg hat an zwei Hunden den Magen excidirt und die Cardia mit dem Pylorus durch die Darmnaht vereinigt. Der eine derselben lebte nur 21 Tage, der zweite wurde nach zwei Jahren im besten Wohlbefinden von Ludwig und Ogata secirt, und es fand sich eine kleine Magenhöhle vor, welche sich aus einem zurückgebliebenen Rest der Magenwand an der Cardia gebildet hatte. Da diese beiden Fälle nicht als entscheidend betrachtet werden konnten, so machten L. u. O. bei einem Hunde eine Duodenalfistel und brachten alle Nahrung durch diese dem Thiere bei. Durch geeignete Nahrung konnten sie das Thier beliebig lange im normalen Ernährungszustande erhalten. Es geht daraus jedenfalls hervor, dass die Verdauung im Dünndarme die fehlende Magenverdauung ersetzen kann, aber es wäre wiederum zu weit gegangen, daraus zu folgern, dass die Verdauungsvorgänge im Magen gänzlich bedeutungslos seien und für die Ernährung keinen besonderen Nutzen gewährten, wenn auch die Menge der Verdauungsproducte des Magens gegen die vom Darme gebildeten erheblich zurücksteht.

Einen grossen Nutzen des Magens müssen wir ferner darin erblicken, dass derselbe ein geräumiges Reservoir für grosse Mengen in kurzer Zeit aufgenommener Nahrung bildet, und dass er diese wohlvorbereitet in kleinen Portionen allmählig dem Darme abgiebt. Würden dieselben Quantitäten in derselben Zeit in das Duodenum eingeführt werden, so würde eine ausreichende Vermischung dieser mit Galle und pancreatischem Safte kaum zu erwarten sein.

Schliesslich hat man in neuerer Zeit der Salzsäure des Magensaftes noch eine desinficirende Wirkung zugeschrieben. Es ist gefunden worden, dass schon schwache Lösungen derselben, wie sie im Magensafte vorkommen, die Entwicklung von pathogenen Bakterien (z. B. Cholerabacillen) hemmen. Auch die Fäulniss wird durch verdünnte Salzsäure längere Zeit aufgehalten, was schon daraus hervorgeht, dass bei der künstlichen Verdauung an der Luft keine Fäulniss eintritt, während ohne Salzsäure in den gleichen Flüssigkeiten sich in 24 Stunden Fäulniss einstellt. Es ist daher gewiss eine wichtige Aufgabe des sauren Magensaftes, die mit der Nahrung aufgenommenen Fäulnissbakterien theils zu tödten oder wenigstens erheblich zu schädigen. Ganz vernichtet werden dieselben aber offenbar im Magen nicht, da es zu den normalen Vorgängen gehört, dass im Verlauf der Pancreasverdauung im Darme Fäulnissprocesse auftreten. Es ist daher wohl eine

Uebertreibung, wenn in letzter Zeit die Ansicht ausgesprochen worden ist, dass die Desinficirung der Speisen der ausschliessliche Zweck der Magenverdauung wäre, und dass die Verdauungsvorgänge selbst ganz unwesentlich seien.

3. Die Galle.

Die Galle ist das Secret der Leber. Diese wichtige Drüse ist aber nicht nur als eine secernirende zu betrachten, sondern zugleich als eine Blutdrüse, da in ihr wichtige Stoffwechselvorgänge und Blutänderungen stattfinden. Sie empfängt zum Unterschiede von anderen Drüsen ihr Blut aus zwei Quellen, arterielles aus der Leberarterie, und venöses aus der Pfortader, welche das venöse Blut des Magens, des Darmes und der Milz aufnimmt (s. 5. Cap. 3.). Für den Vorgang der Verdauung kommt zunächst nur die secretorische Thätigkeit der Leber in Betracht.

Bau der Leber. — Die Leber ist aus den kleinen Leberläppchen zusammengesetzt, welche etwa 1,5 mm Durchmesser besitzen und von einander durch spärliches Bindegewebe und Blutgefässe abgegrenzt sind. Sie bestehen aus den Leberzellen, aus Blutgefässen und kleinsten Gallengängen. Aus der Pfortader gehen kleine Gefässe hervor, welche

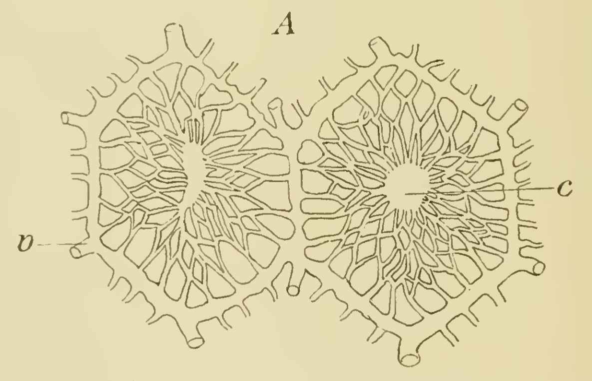


Fig. 57 *A*. Gefässe der Leberläppchen:
v Vasa interlobularia, *c* Vena centralis. (Schwache Vergrösserung.)

sich zwischen den Leberläppchen ausbreiten und die Vasa interlobularia genannt werden (Fig. 57 *A*). Dieselben bilden innerhalb des Läppchens ein maschenförmiges Capillarnetz. Aus diesem entspringt in dem Centrum des Läppchens eine kleine Vene, die Vena centralis oder intralobularis, welche das Blut zu den grösseren Lebervenen leitet. Sie sitzt im Innern des Läppchens, wie der Stiel in einer Himbeere. Die kleinen Gefässe der Leberarterie versorgen die Wandungen der grösseren Gallencanäle, gelangen zwischen die Leberläppchen und bilden daselbst Capillaren, welche sich mit denen der Pfortader vereinigen.

Zwischen den Capillaren ist der ganze Raum des Leberläppchens von den Leberzellen dicht ausgefüllt. Dieselben sind 0,02 mm grosse, polygonal gestaltete Zellen, aus dunkelkörnigem Protoplasma von schwach gelblicher Farbe bestehend, mit einem grossen rundlichen Kerne ver-

sehen. Die Blutcapillaren verlaufen zwischen den aneinanderstossenden Kanten der Leberzellen.

Die Gallengänge entspringen aus den Gallencapillaren (Fig. 57 *B*), welche zwischen den Leberzellen liegen, und zwar zwischen den an einander stossenden Flächen derselben, so dass sie die Blutcapillaren kreuzen (Hering). Ihre Wandungen werden von den Zellen selbst gebildet. An der Peripherie des Leberläppchens gehen sie in kleine Gallengänge über, welche sich zu den grösseren Gallencanälen vereinigen. Diese besitzen bindegewebige, mit glatten Muskelfasern versehene Wandungen. Die Galle wird durch den Ductus hepaticus aus der Leber abgeleitet, sammelt sich, durch den Ductus cysticus fliessend, in der Gallenblase und wird durch den Ductus choledochus in den Zwölffingerdarm entleert.

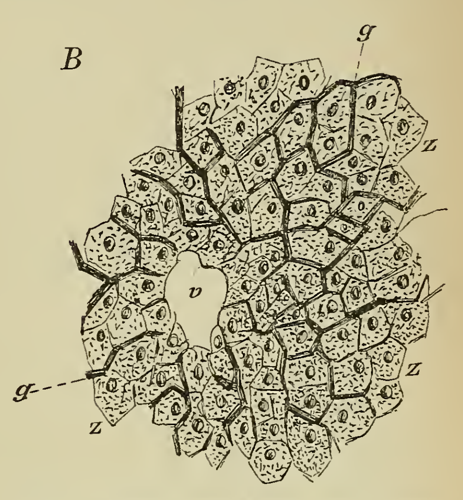


Fig. 57 *B*. Stück eines Leberläppchens. (Starke Vergrösserung.) *z* Leberzellen, *g* Gallencapillaren, *v* Centralvene.

Eigenschaften der Galle. — Die Galle ist eine goldgelb, braungelb bis grasgrün gefärbte Flüssigkeit. Fleischfressende Thiere oder Omnivoren, wie Hund, Katze und Schwein, haben eine mehr gelb bis braun gefärbte, Pflanzenfresser, wie das Kaninchen, Schaf, Rind eine mehr braun bis grün gefärbte Galle. Die menschliche Galle ist in frischem Zustande selten untersucht und soll eine bräunlich gelbe Farbe zeigen (Frerichs). Die Leichengalle ändert ihre Farbe in der Gallenblase mannigfaltig, vom Gelb bis zum Grünbraun und Schwarzbraun.

Der Galle ist mehr oder weniger Schleim aus den grösseren Gallencanälen und der Gallenblase beigemischt. An sich besitzt die Galle eine neutrale Reaktion, durch die Gegenwart des Schleimes wird sie mehr oder weniger alkalisch (Bidder und Schmidt). Die Galle zeichnet sich bekanntlich durch einen widerlich bitteren Geschmack aus; ihr Geruch ist im frischen Zustande nicht unangenehm, zuweilen aromatisch.

Die Menge der festen Bestandtheile der Galle schwankt zwischen 9—17 %. In der Gallenblase findet man gewöhnlich eine concentrirtere Galle vor, da hier eine Resorption von Wasser stattfindet; die aus einer Fistel gewonnene Galle ist dagegen verdünnter.

Die specifischen Bestandtheile der Galle sind die Gallensäuren und die Gallenfarbstoffe, welche an anderen Orten im Körper nicht vorkommen; zu diesen gesellt sich das Cholesterin, das Lecithin und dessen Zersetzungsproduct, das Cholin, ferner Fette, unorganische Salze und Gase.

Die Gallensäuren sind die Glycocholsäure und die Taurocholsäure, welche vorzugsweise an Natron gebunden in der Galle vorkommen. Wenn man die zur Trockne eingedampfte Galle in Alkohol löst, so

bleibt der Schleim zurück, und nachdem man den alkoholischen Extrakt mit Thierkohle entfärbt hat, erhält man auf Zusatz von Aether eine krystallinische Ausscheidung, die krystallisirte Galle nach Platner, welche aus den gallensauren Salzen besteht. Die Glycocholsäure ist in Wasser schwer löslich, scheidet sich in Krystallen aus; die Taurocholsäure ist in Wasser leicht löslich.

Die beiden Gallensäuren sind gepaarte Säuren; die Glycocholsäure zerfällt durch Kochen mit verdünnten Mineralsäuren oder mit Alkalien unter Aufnahme von Wasser in Glycocoll (Glycin, Leimzucker) und Cholsäure (Cholalsäure), und die Taurocholsäure unter denselben Bedingungen in das Taurin und die Cholsäure.

Die Cholsäure ist eine N-lose Substanz von der Zusammensetzung $C_{24}H_{39}O_4 \cdot OH$, welche in Wasser unlöslich ist und mit Alkalien in Wasser lösliche krystallisirbare Salze bildet. Sie geht beim Erhitzen auf 300° C. unter Verlust von $2\,H_2O$ in eine sehr unlösliche Substanz, das Dyslysin, über.

Das Glycocoll $\begin{array}{l} CH_2 \cdot NH_2 \\ | \\ CO \cdot OH \end{array}$ ist als Amidoessigsäure anzusehen und von Strecker aus Monochloressigsäure ($CH_2 \cdot Cl \cdot COOH$) und NH_3 künstlich dargestellt worden. Es ist eine in Wasser lösliche, süsslich schmeckende Substanz, welche sich in Krystallen ausscheidet.

Die rationelle Formel für die Glycocholsäure ist daher:

$$\begin{array}{l} CH_2 \cdot NH \cdot (C_{24}H_{39}O_4) \\ | \\ CO \cdot OH \end{array}$$

in welcher ein H des Amids durch das Radical der Cholsäure vertreten ist. Ihre Spaltung durch Wasseraufnahme geschieht in folgender Weise:

$$\underset{\text{Glycocholsäure}}{\begin{array}{l} CH_2 \cdot NH \cdot (C_{24}H_{39}O_4) \\ | \\ CO \cdot OH \end{array}} + H_2O = \underset{\text{Glycocoll}}{\begin{array}{l} CH_2 \cdot NH_2 \\ | \\ CO \cdot OH \end{array}} + \underset{\text{Cholsäure}}{C_{24}H_{39}O_4 \cdot OH.}$$

Das Taurin ist eine in Wasser lösliche, in farblosen Krystallen sich ausscheidende Substanz, welche in den Säften verschiedener Gewebe, den Muskeln, der Lunge u. s. w. vorkommt. Es ist von Strecker künstlich dargestellt worden aus der Oxäthylsulfonsäure (Isäthionsäure) und dem NH_3 beim Erhitzen auf 200°. Das Taurin ist daher als Amidoäthylsulfonsäure (Amido-Isäthionsäure) anzusehen:

$$\underset{\text{Oxäthylsulfonsäure}}{\begin{array}{l} CH_2 \cdot OH \\ | \\ CH_2 \cdot SO_3H \end{array}} + NH_3 = \underset{\text{Taurin}}{\begin{array}{l} CH_2 \cdot NH_2 \\ | \\ CH_2 \cdot SO_3H \end{array}} + H_2O.$$

Die Taurocholsäure ist demnach zu betrachten als ein Taurin, in welchem ein Atom H des Amids durch das Radical der Cholsäure vertreten ist, und hat daher die Formel:

$$\begin{array}{l} CH_2 \cdot NH \cdot (C_{24}H_{39}O_4) \\ | \\ CH_2 \cdot SO_3H. \end{array}$$

Zur Erkennung der Gallensäuren dient eine von Pettenkofer angegebene Reaktion. Man giesst etwas von der zu prüfenden Flüssigkeit in ein Porzellanschälchen, setzt ein wenig 10%ige Rohrzuckerlösung hinzu und tropft unter Umschütteln concentrirte Schwefelsäure zu, so dass die Temperatur nicht über 70° C. steigt; es entsteht eine purpurrothe Lösung. Diese Reaktion gehört der Cholsäure an, welche sich aus den Gallensäuren bildet.

Die beiden Säuren sind in der Galle der Thiere in verschiedenen Mengen enthalten. In der Galle des Hundes ist nur Taurocholsäure vorhanden, die Ochsengalle enthält beide Säuren, ebenso die menschliche Galle. Die gallensauren Salze bilden den grössten Theil der festen Bestandtheile in der Galle.

Die Gallenfarbstoffe sind vornehmlich das Bilirubin und Biliverdin, welche von Städeler dargestellt worden sind. Das Bilirubin kann aus der Galle und aus Gallensteinen durch Chloroform extrahirt werden und scheidet sich aus der Lösung in goldgelben rechteckigen Täfelchen ab. Das Biliverdin ist eine amorphe Substanz von grüner Farbe. Beide sind N-haltige Körper von unbekannter Constitution. Die Lösungen des Bilirubins gehen an der Luft durch Oxydation leicht in Biliverdin über.

Zur Erkennung der Gallenfarbstoffe in Flüssigkeiten, insbesondere im icterischen Harne, dient die von Gmelin angegebene Reaktion. Man setzt in einem Reagenzgläschen zur Flüssigkeit Salpetersäure, welche etwas salpetrige Säure enthält, vorsichtig hinzu, so dass diese unvermischt zu Boden sinkt. An der Grenze beider Flüssigkeiten bilden sich alsdann farbige Ringe, welche von oben nach unten folgend vom Grün in Blau, Violett, Roth und Gelb übergehen. Es findet hierbei eine fortschreitende Oxydation der Farbstoffe statt.

Das Cholesterin ist zwar kein specifischer Stoff der Galle, da es im Nervengewebe in reichlichen Mengen vorkommt und in den Blutkörperchen enthalten ist, bildet aber doch einen constanten Bestandtheil der Gallenstoffe. Es kommt hier wie überall im Körper in Begleitung des Lecithins vor. Das Cholesterin $C_{26}H_{43}.OH$ wird als ein einatomiger Alkohol betrachtet, ist in Wasser unlöslich, löst sich in Aether und Alkohol auf und scheidet sich aus der Lösung in rhombischen Tafeln ab. Mit Schwefelsäure und Jod nehmen die Krystalle eine rothe, violette bis blaue Farbe an. In der Galle ist das Cholesterin wahrscheinlich durch die Gegenwart der gallensauren Salze in Lösung erhalten. Im Darminhalt scheidet es sich in Krystallen aus, und da es bei der Verdauung nicht verändert wird, so wird es mit den Excrementen ausgeschieden.

Unter den Salzen der Galle kommen alle im Blute enthaltenen vor. Reichlich ist darin Chlornatrium vorhanden. Bemerkenswerth ist der Gehalt der Galle an Eisen.

Die quantitative Zusammensetzung der Galle aus der Gallenblase eines Enthaupteten war nach Gorup-Besanez folgende:

Wasser	822,7
Feste Stoffe	177,3
Gallensaure Alkalien . . .	91,4
Fett	9,2
Cholesterin	2,6
Schleim und Farbstoff . . .	29,8
Mineralisches	10,8

Die Fistelgalle des Menschen enthält viel weniger feste Bestandtheile, nach einem von Jacobsen beschriebenen Falle 2,2—2,3 %. Dieselbe war klar, grünlich braungelb und von neutraler Reaktion.

In den Gallenwegen und der Gallenblase finden sich nicht selten Gallensteine, welche entweder aus Cholesterin oder aus Kalksalzen bestehen. Die letzteren enthalten oft ansehnliche Mengen von Bilirubin.

Absonderung der Galle. — Die Absonderung der Galle hat man an Thieren beobachtet, denen man eine Gallenfistel anlegte, indem man den Ductus choledochus ausschnitt, ihn unterband und die geöffnete Gallenblase in die Bauchwunde einheilte. Solche Versuche sind zuerst von Schwann, dann von Bidder und Schmidt in Dorpat und später von Anderen in ähnlicher Weise angestellt worden.

Die Absonderung der Galle ist eine continuirliche, geht aber nicht mit gleichbleibender Geschwindigkeit vor sich; ebenso wechseln auch die Mengen der darin enthaltenen festen Bestandtheile. Von grösstem Einfluss auf die Absonderung ist die Nahrungsaufnahme, die Verdauung und Resorption. Schon bald nach der Füllung des Magens nimmt die Absonderung zu und erreicht nach 3—5 Stunden ein erstes Maximum. Dabei nimmt auch der Gehalt an festen Bestandtheilen zu. Nachdem der Magen sich entleert hat, ist während der Darmverdauung und Resorption die Gallenabsonderung eine andauernd beschleunigte und erreicht nach Heidenhain in der 13.—15. Stunde nach der Nahrungsaufnahme ein zweites Maximum, von dem sie allmählig absinkt. Wenn die Galle nach Aussen abfliesst, so ist das zweite Maximum nicht so hoch, als wenn man die abgeschiedene Galle in den Darm einspritzt (Schiff). Dies erklärt sich daraus, dass die Galle bei der Verdauung und Resorption nicht unwesentlich betheiligt ist und dass wahrscheinlich ihre bei der Resorption aufgenommenen Bestandtheile zu ihrer Wiedererzeugung dienen.

Bei verschiedenen Thieren sind die abgeschiedenen Mengen sehr verschieden. Pflanzenfresser sondern auf 1 kg Körpergewicht in 24 Stunden eine reichlichere aber verdünntere Galle ab als Fleischfresser. v. Wittich schätzte bei einem Patienten mit Gallenfistel die Menge der täglich abgesonderten Galle auf 532,8 ccm.

Bei Fleischfressern haben Bidder und Schmidt den Einfluss der Ernährung auf die Gallenabscheidung beobachtet. Länger dauernde Zufuhr reichlicher Fleischmengen vermehrt die Absonderung und die Mengen der festen Bestandtheile der Galle, eine fettreiche und eiweissarme Nahrung hingegen vermindert die Gallenabsonderung und die Concentration des Secretes. Da die Gallensäuren N-haltige Körper sind, so ist dieses Verhalten wohl zu erklären.

Im Hungerzustande sinkt, wie dies bei allen Secretionen der Fall ist, auch die Menge und Concentration der Galle erheblich.

Bildung der Gallenbestandtheile. — In der Galle hat man die specifischen Bestandtheile, die Gallensäure und Gallenfarbstoffe, als solche anzusehen, welche sich durch chemische Processe in den Leberzellen bilden. Joh. Müller und Andere haben gezeigt, dass nach der Exstirpation der Leber bei Fröschen, welche noch längere Zeit (drei Wochen) gelebt haben, eine Bildung dieser Gallenbestandtheile im Körper nicht stattfand. Die Leber ist also nicht bloss ein Excretionsorgan von im Blute präformirten Stoffen, sondern der Sitz mannigfacher

chemischer Vorgänge. Wenn hingegen der Ductus choledochus bei Thieren unterbunden wird, oder wenn dieser unter pathologischen Verhältnissen verstopft ist, so wird die in den Gallenwegen sich anstauende Galle in das Blut und die Gewebe resorbirt und es entsteht die unter dem Namen Gelbsucht, Icterus, bekannte Krankheitsform. Neben der Gelbfärbung der Haut, Sclerotica und anderer Gewebe sind beim Icterus Gallenbestandtheile in dem Harn nachzuweisen.

Es ist von Heidenhain untersucht worden, welchen Einfluss der Blutdruck in den Lebergefässen auf die Absonderung der Gallenflüssigkeit ausübt. Wenn man ein Manometer mit dem Gallengang verbindet, so steigt die Säule desselben allmählig bei fortdauernder Secretion bis auf ein Maximum von etwa 200 mm Wasser (respective kohlensaurer Natronlösung), während der in der Pfortader herrschende Blutdruck nur 60—90 mm Wasser beträgt. Da in den Capillaren der Pfortader und der Leberarterie der Druck nicht höher sein kann als in der Pfortader, so geht daraus hervor, dass in diesem Falle die Absonderung des Wassers in dem Secret nicht auf Filtration allein beruhen könne. Immerhin kann aber unter normalen Verhältnissen, unter denen der Secretionsdruck in den Gallenwegen ein sehr niedriger ist, der Blutdruck als Filtrationsdruck wirken und es ist ferner nicht ausgeschlossen, dass bei der Absonderung des Wassers die Osmose eine wichtige Rolle spiele. Der Heidenhain'sche Versuch lehrt ausserdem, dass schon bei geringen Widerständen in den Gallenwegen eine Resorption der Galle in das Blut leicht eintreten kann. Unter einem Druck von über 200 mm Wasser wird Flüssigkeit in sehr grossen Mengen aus den Gallenwegen in das Blut aufgenommen, wenn man dieselbe in das Manometer einfüllt. Dies erklärt es, dass auch schon bei Verengerung der Gallenwege Icterus leicht eintreten kann.

Es schliesst sich hieran die Frage, welches von beiden Gefässen der Leber das Material zur Gallenbildung vornehmlich zuführt. Diese Frage ist experimentell sehr schwer zu entscheiden. Nach der Unterbindung der Pfortader stockt zwar die Gallenabsonderung sofort, aber die Thiere leben nur wenige Stunden, weil der Blutkreislauf durch Anstauung des Blutes in den erweiterten Abdominalgefässen gänzlich darniederliegt. Auch pathologische Beobachtungen über Obliteration der Pfortader und Versuche dieser Art an Thieren geben keinen Aufschluss, weil in allen solchen Fällen sich collaterale Bahnen ausbilden, welche Venenblut aus dem Abdomen zur Leber führen. Dagegen hört nach Unterbindung der Leberarterie die Gallenabscheidung nicht auf und geht sogar in der ersten Zeit unvermindert vor sich (Schiff). Es genügt also jedenfalls das durch die Pfortader der Leber zugeführte Material, um die Galle zu bilden. Das Blut der Leberarterie dient wohl hauptsächlich dazu, um die Wandungen der Gallenwege und das Gewebe überhaupt zu ernähren und verhält sich vielleicht zu dem der Pfortader, wie das der Bronchialarterie zu dem der Lungenarterie. Es trägt dem Gewebe jedenfalls eine Menge des zu seiner Ernährung nöthigen Sauerstoffs zu und daher treten auch nach Unterbindung der Leberarterie sehr bald Störungen, gangränöse Processe (Cohnheim und Litten), in der Leber auf, unter denen auch die Gallensecretion leidet. Da nun aber das Blut der Leberarterie sich mit dem der Pfortader in den Leberläppchen mischt, so ist eine wirkliche Scheidung

beider Blutadern bei ihrer Betheiligung an den daselbst stattfindenden Vorgängen nicht denkbar. Es ist von Asp beobachtet worden, dass nach Unterbindung eines Pfortaderastes in dem von ihm versorgten Leberlappen die Secretion noch durch die Arterie unterhalten wird, aber sehr vermindert ist. Aus Allem folgt demnach, dass die Pfortader vornehmlich das Blut zur Gallenbildung liefert. Es kommt hierzu noch der Umstand, dass die Pfortader die wieder resorbirten Gallenbestandtheile der Leber direct zuträgt und ihr wegen des grösseren Querschnitts mehr Blut zuführt als die Arterie.

Die Erzeugung der Gallensäuren in der Leber betrachtet man als eine chemische Synthese aus den Atomgruppen des Glycocolls, des Taurins und der Cholsäure. Da das Glycocoll und Taurin Spaltungsproducte der Eiweisse und eiweissähnlichen Körper sind, so müssen sich letztere bei der Entstehung der Gallensäuren betheiligen. Das Glycocoll findet man zwar nirgends im Körper in freiem Zustande vor, wohl aber das Taurin. Man kennt ferner ein lehrreiches Beispiel einer analogen Synthese im thierischen Körper, die Paarung der Benzoesäure mit dem Glycocoll zur Hippursäure, wenn Benzoesäure mit der Nahrung zugeführt wird (Wöhler, s. 6. Cap. 1. b). Früher verlegten Kühne und Hallwachs diesen Vorgang ebenfalls in die Leber, indess ist nachgewiesen, dass sich auch die Nieren daran betheiligen (s. S. 252). Jedenfalls geht daraus hervor, dass das Glycocoll im Verlauf der Eiweissspaltung auftritt. Die Leberzelle ist der einzige Ort, in welchem sich die Paarung der Gallensäure vollzieht. Reichliche Zufuhr von Eiweiss in der Nahrung steigert nicht nur die Gallenmenge, sondern auch die Menge der Gallensäuren in der Galle, was mit obiger Annahme übereinstimmt.

Es kann wohl als sicher betrachtet werden, dass die Gallenfarbstoffe, wie alle Farbstoffe und Pigmente des Körpers aus dem Blutfarbstoff abstammen. Diese Ansicht ist zuerst von Virchow (1847) begründet worden. Derselbe fand in alten Blutextravasaten des Gehirns goldgelbe Kryställchen, „Hämatoidin“, welche ähnliche Farbenreaktionen bei der Gmelin'schen Probe gaben, wie die Gallenfarbstoffe. Spätere Untersucher (Valentiner, Brücke, Jaffé) haben die Identität des Hämatoidins mit dem Bilirubin dargethan; dies ist von Heidenhain den Widersprüchen Anderer gegenüber bestätigt worden. (Der aus den Corp. luteis des Ovariums gewonnene Farbstoff Holm's ist freilich anderer Natur.)

Obgleich unter normalen Verhältnissen die Gallenfarbstoffe sich nur in der Leber bilden, so ist sie demnach doch nicht das einzige Organ, welches aus dem Hämoglobin jene oder ihnen sehr ähnliche Farbstoffe zu erzeugen vermag. Kühne vermuthete daher, dass das aus den Blutkörperchen ausgetretene Hämoglobin sich irgend wo im Kreislauf in Gallenfarbstoff umwandeln könne. Er fand, dass eine Einspritzung von durch Gefrieren lackfarben gemachtem Blute in das Blut eine Ausscheidung von Gallenfarbstoff im Harn verursacht und nannte den so entstandenen Icterus einen hämatogenen, im Gegensatze zu dem durch Gallenstauung hervorgebrachten hepatogenen Icterus. Auch nach reichlichen Wasserinjectionen ins Blut (Max Hermann), nach lang fortgesetzter Chloroformeinathmung (Nothnagel, Leyden, Bernstein), wodurch Blutkörperchen im Kreislauf gelöst werden, tritt Gallenfarb-

stoff im Harn auf. Nach Einspritzung reiner Hämoglobinlösungen in das Blut tritt dieser Erfolg noch deutlicher auf (Tarchanoff). Der grössere Theil des so gebildeten Gallenfarbstoffes wird mit der Galle ausgeschieden und vermehrt diesen in der Galle, der kleinere durch den Harn. Ist die Auflösung der rothen Blutkörperchen eine sehr reichliche, so tritt viel Hämoglobin mit dem Harn aus und macht den Gallenfarbstoff schwerer nachweisbar.

Es erklärt sich aus dem hämatogenen Icterus auch die ältere Beobachtung von Frerichs und Städeler, dass nach Einspritzung von Galle, auch von farbloser Galle, in das Blut Gallenfarbstoff in dem Harn erscheint, weil die gallensauren Salze, wie Kühne gezeigt hat, in hohem Grade die Eigenschaft besitzen, Blutkörperchen zu lösen. Daher ist bei hochgradigem Stauungsicterus die Gefahr der Blutdissolution eine sehr grosse.

Aus alledem lässt sich schliessen, dass die rothen Blutkörperchen im Leberkreislauf Material zur Gallenbildung hergeben. Man darf daher annehmen, dass rothe Blutkörperchen daselbst zerstört werden, oder mindestens Hämoglobin abgeben. Es spricht hierfür auch der constante Eisengehalt der Galle, welcher aus dem Eisen des Hämoglobins herstammen würde.

Ueber die Art der Spaltung des Hämoglobins weiss man nichts.

Hoppe-Seyler hat aus dem Hämatin durch reducirende Mittel einen eisenfreien Körper, das Hämatoporphyrin, dargestellt, welcher grosse Aehnlichkeit mit dem Hydrobilirubin hat. Dieses letztere ist von Maly aus dem Bilirubin durch nascirenden Wasserstoff dargestellt worden und kommt im Harn als Farbstoff vor (s. 6. Cap. 1. b).

Das Eiweiss des gespaltenen Hämoglobins sowie das Stroma der Blutkörperchen könnte das Material zur Entstehung der Gallensäuren liefern. Vielleicht spielt auch die Lösung der rothen Blutkörperchen durch die gallensauren Salze bei diesem Vorgange eine Rolle. Nach dieser Anschauung würden die Gallenfarbstoffe nur als Nebenproducte zu betrachten sein, welche bei der Gallenbildung abfallen, zumal man ihnen eine physiologische Funktion weder bei der Verdauung noch sonst im Körper zuertheilen kann.

Von Robin und Verdeil ist die interessante Thatsache beobachtet worden, dass am Rande der Hundeplacenta Biliverdin vorkommt. So sehr auch die angeführten Untersuchungen für die Beziehung zwischen Blutfarbstoff und Gallenfarbstoff sprechen, so muss doch der Umstand erwähnt werden, dass bei wirbellosen Thieren (Crustaceen, Mollusken), welche farbloses Blut haben, auch farbige Galle erzeugt wird. Beim Amphioxus, der auch farbloses Blut hat, erscheint ein scharf begrenzter Abschnitt des Darmrohrs durch Drüsen der Schleimhaut, welche die Leber ersetzen, grün gefärbt.

Die Leber besitzt ausser der Funktion, Galle zu secerniren, noch andere wichtige Funktionen. Es sei hierüber an dieser Stelle nur erwähnt, dass die Glycogenbildung in den Leberzellen in keiner ganz directen Beziehung zu der Gallenbereitung zu stehen scheint. Die Glycogenbildung hört schon nach wenigen Hungertagen auf, während die Gallensecretion bis zum Tode anhält. Führt man dem hungernden Thiere Nahrung zu, so wird die Gallensecretion sofort beschleunigt, die Glycogenerzeugung beginnt aber erst nach der Resorption. Heidenhain

beobachtete 12—14 Stunden nach starker Fütterung Glycogenablagerungen in den Leberzellen und Veränderungen des Protoplasmas, die hiermit zusammenzuhängen scheinen.

Einfluss des Nervensystems. — Secretionsnerven der Leber, welche die Gallenabsonderung beeinflussen, konnten bis jetzt nicht nachgewiesen werden.

Alle Aenderungen der Absonderung, welche man bei Durchschneidung oder Reizung der Nerven beobachtet hat, lassen sich auf Wirkungen der Athembewegungen oder der vasomotorischen Nerven zurückführen. Die Athembewegungen wirken rein mechanisch durch das Zwerchfell auf die Bewegung der Galle in den Gallenwegen beschleunigend ein. Daraus erklärt sich nach Heidenhain, dass nach Durchschneidung beider Vagi am Halse die Menge der ausfliessenden Galle erheblich sinkt; dies geschieht aber nicht, wenn die Nerven unterhalb des Zwerchfells durchschnitten werden. Reizung des Vagus hat keinen Einfluss auf die Secretion.

Die Durchschneidung des Rückenmarkes hat ein starkes Sinken der Secretion zur Folge, hervorgerufen durch die Herabsetzung des Blutdrucks und der Stromgeschwindigkeit. Die Rückenmarksreizung hat nach zuweilen vorangehender kurzer Beschleunigung eine Verlangsamung der Absonderung zur Folge durch die Verengerung der Blutgefässe im Pfortaderkreislauf, ebenso auch die Reizung der Nn. splanchnici. Die Trennung der Nn. splanchnici hat wechselnde Erfolge, je nachdem der allgemeine Blutdruck mehr oder weniger sinkt. Die Erweiterung der Gefässe im Pfortaderkreislauf ohne erhebliches Sinken des Druckes kann eine Beschleunigung der Secretion erzeugen.

Bei Reizung des Lebergewebes mit elektrischen Strömen hat Pflüger eine Beschleunigung der Ausscheidung gesehen, welche aber auch auf Zusammenziehung der Gallengänge beruhen kann.

Schwierig zu deuten ist demnach die Beschleunigung der Secretion während der Verdauung. Heidenhain ist geneigt, sie auf die Erweiterung der Gefässe des Magens und Darmes zurückzuführen und auf die Wirkung der bei der Resorption in das Pfortaderblut aufgenommenen Substanzen auf die Leberzellen. Das letztere geschieht vielleicht auch bei der Zufuhr der sog. gallentreibenden Mittel (Aloe, Rhabarber, Jalappe u. s. w.).

Wirkung der Galle bei der Verdauung. — Bringt man frische Galle mit einzelnen Nahrungsstoffen in Berührung, so lässt sich feststellen, dass sie nur auf die Fette eine merkliche Einwirkung besitzt. Eiweisskörper werden durch die Galle nicht verändert; wenn man in ihr auch kleine Mengen von diastatischem Ferment hat nachweisen können, so ist dies von keiner Bedeutung, da dieses Ferment überall im Körper in Spuren verbreitet ist. Schüttelt man hingegen flüssiges Fett mit Galle, so entsteht eine Emulsion. Dieselbe ist aber wenig haltbar, wenn die Fette neutral sind; sie scheidet sich bald wieder in ihre Bestandtheile. Wenn aber freie Fettsäuren gegenwärtig sind, so bildet sich eine sehr beständige Emulsion, aus den feinsten Fetttröpfchen bestehend, wie Brücke beobachtet hat, und noch besser bei Zusatz von Sodalösung. Es findet hierbei eine Bildung von Seifen statt, indem die gallensauren Salze einen Theil ihres Alkalis an die Fettsäure abgeben. Gad bemerkte, dass in diesem Falle die Emulsions-

bildung auch ohne Schütteln eintritt, und dass die grösseren Oeltropfen sich von selbst in der Flüssigkeit in immer kleiner werdende Tröpfchen zerstäuben: Er erklärt dies daraus, dass die Fetttropfen sich mit einer Seifenhülle umgeben, und indem diese das Bestreben hat, sich in dem Wasser der Flüssigkeit zu lösen, reisst sie feine Fetttröpfchen von der Oberfläche ab. Da nun im Darmcanal freie Fettsäuren durch das fettspaltende Ferment des pancreatischen Saftes entstehen, so ist daselbst reichlich Gelegenheit gegeben zur Entstehung einer unter Mitwirkung der Galle sich bildenden Fettzerstäubung. Die Galle hat ferner die Eigenschaft, neutrale Fette und ebenso Fettsäuren in Lösung zu erhalten.

Mischt man Galle mit dem sauren Chymus, oder besser mit dem Filtrat desselben, so entstehen Niederschläge erstens von Glycocholsäure, wenn dieselbe in grösseren Mengen in der Galle enthalten ist, zweitens von Albuminaten aus den im Magen gebildeten Acidalbuminen. Diese Niederschläge reissen nach der Ansicht von Brücke und Hammarsten das Pepsin mit nieder und sistiren dadurch die Pepsinverdauung in der noch sauren Flüssigkeit. Ausserdem verursachen die freien Gallensäuren eine Schrumpfung der gequollenen Eiweisskörper und heben die Magensaftwirkung auf. Schon kleine Mengen von Galle können daher die Magenverdauung stören; dies geschieht z. B., wenn beim Erbrechen Galle in den Magen gelangt.

Man hat angenommen, dass die Ausfällung des Pepsins durch die Galle den Zweck habe, es zu verhüten, dass das Pancreasferment, das Trypsin, durch das Pepsin in dem noch sauren Gemisch des Darminhaltes verdaut werde. Dafür, dass dies nicht eintrete, scheint aber ausserdem noch die stark alkalische Reaktion des pancreatischen Saftes zu sorgen. Wichtig erscheint ferner nach Hammarsten der Umstand, dass die von der Galle im Chymus erzeugten Niederschläge eine harzige, klebrige Beschaffenheit haben, wodurch sie der Darmwandung anhaften und mit ihr in ausgiebige und anhaltende Berührung kommen.

Verhalten der Thiere mit Gallenfisteln. — Um über die Funktion der Galle bei der Verdauung Aufschluss zu erhalten, sind zuerst von Schwann (1844) Beobachtungen an Hunden mit Gallenblasenfisteln angestellt worden. Es gelang ihm, ein Thier 80, ein anderes 64 Tage am Leben zu erhalten, ohne dass, wie die Section des letzteren ergab, der Ductus choledochus sich wieder regenerirt hatte. Andere starben schon innerhalb weniger Wochen; alle diese Thiere gingen unter hochgradiger Abmagerung an Entkräftung zu Grunde. Bidder und Schmidt (1852) wiederholten diese Versuche, Anfangs mit denselben Erfolgen, dann aber gelang es ihnen, ein Thier, welches grosse Portionen von Fleisch und Brod zur Nahrung zu sich nahm, ohne Verlust des Körpergewichtes 8 Wochen bei ungetrübtem Wohlbefinden am Leben zu erhalten, wonach es getödtet wurde. Es geht daraus hervor, dass der durch das Abfliessen der Galle bedingte Substanzverlust durch reichliche Zufuhr viel Eiweiss und Kohlehydrate enthaltender, aber fettarmer Nahrung gedeckt werden kann, und dass unter dieser Bedingung der Ernährung bei der Darmverdauung die Mitwirkung der Galle ziemlich lange Zeit entbehrt werden kann. Aber man findet, dass die Darmverdauung in allen Fällen eine mehr oder weniger bedeutende Störung erleidet. Die Darmentleerungen sind träge

und selten, die Fäces nehmen eine schmierige, lehmartige Beschaffenheit an, sind grau bis grünlich gefärbt und zeigen einen überaus übeln oft aashaften Geruch. Es gehen daher im Darm, bei Abwesenheit der Galle, abnorme Fäulnissprocesse vor sich, was sich auch durch beständiges Kollern im Leibe und starke Gasentwicklung im Darm zu erkennen giebt. In den Excrementen wird der grösste Theil des Fettes unverändert ausgeschieden. Im Uebrigen zeigen die Thiere auch die Neigung, die ausfliessende Galle aufzulecken. Dies hat aber keinen merklichen Einfluss auf den ganzen Verlauf, da doch der grösste Theil der Galle verloren geht. Auch müssen wir annehmen, dass die in den Magen gebrachte Galle die Verdauung daselbst sehr beeinträchtigt.

Die Fettverdauung und -Resorption wird durch den Ausfall der Galle auf das Erheblichste gestört.

Bei gewöhnlicher Art der Ernährung gehen daher die Thiere zu Grunde. Wenn man aber die Fette durch einen grossen Ueberschuss von Eiweiss und Kohlehydraten in der Nahrung ersetzt, so lassen sich die Thiere lange Zeit am Leben erhalten. Es ist Röhmann auch gelungen, bei zweckmässiger Ernährung (Zwieback) die Fäulnisserscheinungen zu beseitigen. Die Gegenwart von viel unverdautem Fett im Darm beeinträchtigt im Uebrigen auch die Resorption der anderen Nahrungsstoffe.

Antiputride Wirkung der Galle. — Man hat der Galle hiernach auch eine antiputride Wirkung zugeschrieben. Die oben angeführten Röhmann'schen Versuche scheinen mir desshalb nicht dagegen zu sprechen, weil mit der Zwiebacknahrung eben nur wenig Fäulnisskeime zugeführt wurden, während die Darmbeschwerden sofort auftraten, wenn stattdessen Fleisch gegeben wurde. Gorup-Besanez giebt an, dass die gallensauren Salze antiseptische Eigenschaften haben. Die Gallensäuren könnten daher, wie Maly meint, eine zu weit gehende Eiweissfäulniss im Darm verhindern. Aber Bunge macht gegen die Annahme einer antiputriden Wirkung der Galle den Umstand wieder geltend, dass kaum eine andere Flüssigkeit an der Luft so schnell fault als die Galle. Kurzum es bedarf noch weiterer Untersuchungen über diese nicht unwichtige Frage.

Galle als Reiz. — Die Galle soll ferner als Reiz auf den Darm einwirken und die Peristaltik desselben anregen. Für eine solche Wirkung auf die Darmmuskulatur spricht allerdings die Trägheit der Darmbewegung bei Gallenfistelthieren und beim Icterus. Gallensaure Salze, per os zugeführt, können Durchfall und Erbrechen herbeiführen. Es scheint daher, dass die Galle, wie auch andere Reizmittel, von der Schleimhaut aus reflectorisch die Muscularis des Darmes erregt.

Auch die Muskelfasern der Darmzotten sollen nach Brücke von der Galle gereizt werden (s. 5. Cap. 2.), so dass die Galle auf die Fortbewegung des Chylus in den ersten Bahnen desselben fördernd einwirkt. Dadurch würde die Galle auch bei der Resorption der Fette durch die Chylusgefässe eine wesentliche Rolle spielen.

Man hatte ferner angenommen, dass die Galle eine directe Beziehung zur Resorption der Fette habe. Wistinghausen hatte angegeben, dass Membranen, welche mit Galle getränkt sind, bei der Filtration flüssiges Fett leichter hindurchlassen als mit Wasser getränkte, ebenso, dass in Capillarröhrchen, welche mit Galle benetzt sind, Oel

höher hinaufsteige als in anderen. Diese Beobachtungen scheinen sich aber neuerdings nicht bestätigt zu haben. Nichts desto weniger könnte die Galle doch die Resorption der Fettemulsionen dadurch fördern, dass sie auf das Protoplasma der Darmepithelzellen einen Reiz ausübt.

Ist die Galle Excret? — Aeltere Untersucher (Tiedemann, Gmelin u. A.) haben die Galle vornehmlich als Excret betrachtet, da die Unterbindung des Ductus choledochus den Tod herbeiführt. Wir wissen indess, dass ein grosser Theil der Gallenbestandtheile im Darm wieder zur Resorption gelangt. Die Gallensäuren werden freilich nicht als solche resorbirt, denn man findet sie im Blute nicht vor; auch ihre Spaltungsproducte, Glycocoll, Taurin und Cholalsäure, werden, sei es schon bei der Resorption in der Darmwand oder in den ersten Blut- und Chyluswegen weiter zersetzt, oder in dem Pfortaderblut sehr schnell zur Wiederbildung der Galle verwendet. Ein kleiner Theil der Cholalsäure hingegen erscheint in den Excrementen (Hoppe-Seyler). Ebenso findet man in denselben Cholesterinkrystalle, welche aus der Galle stammen.

Was die Gallenfarbstoffe anbetrifft, so hatte man geglaubt, dass sie zum grossen Theil nach stattgefundener Veränderung im Darm mit den Excrementen zur Ausscheidung kommen und dass sie diesen die ihnen eigenthümliche braune und dunkle Farbe verleihen. Daraus erklärte man die Farblosigkeit derselben bei Gallenfistelthieren und icterischen Kranken. Diese Farblosigkeit lässt sich aber auch auf den Gehalt an unverdautem Fett zurückführen. Von Maly ist gezeigt worden, dass das Bilirubin in das Urobilin umgewandelt wird und mit dem Harn zur Ausscheidung kommt, also auch der Resorption und schnellen Umwandlung unterliegt.

Wenn daher auch geringe Mengen der Gallenbestandtheile mit den Excrementen ausgeschieden werden, so ist die Galle im Ganzen doch nicht als Excret anzusehen.

4. Der pancreatische Saft.

Das Pancreas. — Das Pancreas ist seinem Baue nach eine zusammengesetzt acinöse Drüse, welche ihr Secret durch den Ductus Wirsungianus in das Duodenum ergiesst. Die Acini der Drüse sind (Fig. 58) von schlauchförmiger Gestalt; auf der Membrana propria derselben sitzen kegelförmig gestaltete Zellen auf, welche eine breite, homogene Aussenzone dieser Membran und eine schmälere, körnige Innenzone dem Lumen des Acinus zuwenden. Auf der Grenze beider liegt ein grosser Kern. Die Aussenzone, welche sich mit Tinctionsmitteln (Carmin u. s. w.) stark färbt, besteht aus eiweisshaltigem Protoplasma; die Körnchen der Innenzone reihen sich oft in Längsstreifen an. In nüchternem Zustande sind die beiden Zonen scharf getrennt und ist die Innenzone stärker als die Aussenzone entwickelt, im ersten Verdauungsstadium (bis zur 6. und 10. Stunde) vergrössert sich die Aussenzone, die Innenzone wird dichter und körniger, auch stärker färbbar und verkleinert sich allmählig. Im zweiten Verdauungsstadium, bis zur 16. und 20. Stunde, in welches übrigens schon die Resorption fällt, vergrössert sich die Innenzone beträcht-

lich, während die Aussenzone wieder schmäler wird (Heidenhain). Diese Beobachtungen Heidenhain's gestatten den Schluss, dass die Aussenzone das Material aus dem Blute bezieht und dasselbe an die Aussenzone zur Bildung des Secrets abgiebt. Aussen- und Innenzone dieser Zellen scheinen sich zu einander wie Rand- und Centralzellen der Speicheldrüsen zu verhalten.



Fig. 58. Pancreas nach Heidenhain.

Kühne und Lea beobachteten dünne Schichten des Pancreas am lebenden Kaninchen mikroskopisch, und sahen, dass die ruhenden Zellen als Continuum erscheinen, bei der Thätigkeit sich aber deutlich von einander abgrenzen, während zugleich die Streifung der Aussenzone deutlicher wird.

Der pancreatische Saft. — Den pancreatischen Saft gewinnt man durch Einbringung einer Canüle in den Ductus Wirsungianus. Bei Fleischfressern (Hunden) erhält man aus einer eben angelegten, sog. temporären Fistel, ein zähes, dickflüssiges Secret von 6—10 % an festen Bestandtheilen. Lässt man die Fistel längere Zeit offen (permanente Fistel), so wird das Secret in einigen Tagen allmählig dünnflüssiger, bis zu 2 % an festen Bestandtheilen; die Drüsenzellen zeigen starke Schrumpfung. Das Secret der temporären Fistel ist daher als das normale zu betrachten.

Bei Pflanzenfressern ist das Secret weniger concentrirt, besitzt nur 1—2 % an festen Bestandtheilen.

Der pancreatische Saft zeigt eine stark alkalische Reaktion; er enthält unter den festen Bestandtheilen etwa $^9/_{10}$ organische und $^1/_{10}$ unorganische, welche hauptsächlich aus Natronsalzen bestehen.

Die organischen Bestandtheile des Saftes sind der Hauptmenge nach Albuminate, welche bei der Abkühlung oft gallertartig gerinnen. Die wichtigsten und wirksamsten Bestandtheile desselben aber sind gewisse Fermentsubstanzen oder Enzyme, deren Menge sich nicht bestimmen lässt. Sie sind alle in dem Alkoholniederschlage des Secretes enthalten. Ausserdem findet sich in dem Secret Leucin oder Tyrosin.

Wirkungen des Secretes. — Der Pancreassaft besitzt erstens kräftige diastatische Wirkungen. Er verflüssigt Stärkekleister und verwandelt ihn schneller in Zucker als Mundspeichel (Bernard, Frerichs). Aus dem Alkoholniederschlage kann man das Ferment durch Wasser extrahiren. Cohnheim hat es mit Hilfe feiner Niederschläge ausgefällt, und die Pancreasdiastase daraus darzustellen gesucht. Dieses Ferment löst sich auch in Glycerin, wenn man Pancreasdrüse darin digerirt. Die Pancreasdiastase scheint mit der Speichel- und Pflanzendiastase identisch zu sein. Bei längerer Behandlung des zerriebenen Drüsengewebes mit Kohlehydraten tritt ferner Milchsäurebildung ein.

Der Pancreassaft enthält zweitens ein peptisches Ferment, welchem Kühne den Namen Trypsin gegeben hat. Schon Corvi-

sart und Bernard haben die Einwirkung des Pancreasextraktes und des pancreatischen Saftes auf Eiweisskörper beobachtet, die Auflösung der Eiweisskörper und ihre Umwandlung in Peptone festgestellt. Der Unterschied der Eiweissverdauung durch den pancreatischen Saft gegenüber der Pepsinwirkung im Magen besteht darin, dass erstere nur in alkalischer Flüssigkeit vor sich geht. Die alkalische Reaktion stellt sich im Darm durch die starke Alkaleszenz des pancreatischen Saftes sehr bald her.

Das Trypsin ist auch im Glycerinextrakt der Drüse enthalten. Wenige Tropfen derselben zu einer 1%igen Lösung von Na_2CO_3 zugesetzt, lösen eine hineingebrachte Fibrinflocke bei 38—40° C. schnell auf. Die Fibrinflocke quillt in der Flüssigkeit nur wenig auf und zerfällt von der Oberfläche aus in kleine Partikelchen, die sich bis auf geringe Reste lösen.

In dem Alkoholniederschlage des pancreatischen Saftes oder des Drüsenextraktes ist ebenfalls das Trypsin enthalten. Durch Auflösen in Wasser und Dialyse werden die leicht diffundirenden Verdauungsproducte aus der Flüssigkeit entfernt, und durch mehrmalige Ausfällung derselben mit Alkohol erhält man das Trypsin, ein äusserst wirksames peptisches Enzym (Kühne). Mit kleinen Mengen desselben kann man fast unbegrenzte Quantitäten Fibrin verdauen, wenn man die Peptone durch Dialyse entfernt.

Hart geronnene Eiweissstücke werden vom pancreatischen Safte schnell angegriffen, ohne vorher aufzuquellen, indem sie in kleinere Stücke zerfallen und sich schliesslich lösen (Corvisart).

Die erzeugten Verdauungsproducte sind dieselben, wie diejenigen, welche sich bei der Pepsinverdauung bilden. Es entstehen Hemi- und Antialbumose, welche sich bei weiterer Einwirkung des Fermentes in Hemi- und Antipeptone verwandeln. Alsdann tritt zum Unterschiede von der Pepsinverdauung eine Spaltung des Hemipeptons in Leucin und Tyrosin auf, während das Antipepton unverändert bleibt. Bei weiterer Behandlung an der Luft treten in der Flüssigkeit unter Entwicklung von Bakterien starke Fäulnissvorgänge auf, wobei die Flüssigkeit einen intensiv fäcalen Geruch annimmt und sich braun färbt. Es bilden sich hierbei die fäcal riechenden Substanzen Indol und Skatol, und es entstehen CO_2, H, SH_2 und Kohlenwasserstoffe. Eigenthümlich ist es, dass hierbei auch eine geringe Menge Phenol entsteht, welches fäulnisswidrig wirkt. Man kann indessen nach Kühne durch Zusatz von Salicylsäure zur Verdauungsflüssigkeit den Eintritt der Fäulniss verhüten; alsdann geht die Spaltung des Eiweisses nur bis zur Bildung von Leucin und Tyrosin vor sich.

Der pancreatische Saft übt drittens eine energische Wirkung auf Fette aus (Bernard). Vermischt man denselben mit flüssigem Fett, so bildet sich bei Körperwärme eine sehr vollkommene und beständige Emulsion aus feinsten, staubförmigen Fetttröpfchen. Ein Theil des Fettes wird hierbei durch ein fettspaltendes Ferment des pancreatischen Saftes gespalten. Die entstehenden Fettsäuren verbinden sich mit dem Alkali des Secretes zu Seifen und diese befördern in hohem Grade die Emulgirung des unzersetzten Fettes. Es bilden sich nach Sättigung des Alkalis freie Fettsäuren, welche dem Gemisch eine saure Reaktion geben. Die Fettspaltung tritt hingegen nicht ein, wenn

das Ferment des Secretes durch Kochen zerstört ist, und die Emulgirung ist dann eine unvollkommene und weniger beständige. Auch das Pancreasgewebe besitzt die Eigenschaft, vermöge seines Fermentgehaltes Fette zu spalten. Wenn man ein kleines Stückchen von in Alkohol entwässertem Pancreasgewebe mit ätherischer Butterlösung imprägnirt und, nachdem der Aether verdunstet, auf ein Objectglas mit blauer Lakmuslösung versetzt, so färbt sich diese bei 40° C. bald röthlich. Die Pancreasdrüse nimmt daher nach dem Tode durch Spaltung ihres Fettes auch bald saure Reaktion an.

Bildung der Enzyme. — Die Enzyme des pancreatischen Saftes, welche sich in den Secretionszellen bilden, entstehen daselbst höchst wahrscheinlich aus den Eiweissen des Protoplasmas. Es ist oft aufgefallen, dass das frische Drüsengewebe keine wirksamen Extrakte liefert. Heidenhain hat gezeigt, dass die Drüse des eben getödteten Thieres keine enzymhaltigen Glycerinextrakte liefert, wohl aber nach 24stündigem Liegen. Die Wirkungen der Extrakte steigen beim Liegen der Drüse mit der Zeit. Es findet also in den Zellen des Pancreas beim allmähligen Absterben ein ähnlicher Spaltungsvorgang mit Enzymbildung statt, wie bei der Secretion. Diesen Vorgang kann man durch Behandlung des Drüsengewebes mit verdünnter Säure beschleunigen. Heidenhain nimmt daher in den Zellen noch kein fertig gebildetes Enzym an, sondern ein „Zymogen", aus welchem sich bei der Absonderung das Enzym entwickele. Mit diesem Vorgange scheinen die Veränderungen der Zellen bei der Secretion zusammenzuhängen.

Die Absonderung des Secretes. — Die Absonderung des pancreatischen Saftes ist keine continuirliche. Im nüchternen Zustande stockt die Secretion, beginnt unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme, und steigt innerhalb 3 Stunden zu einem Maximum. Bis zur 5.—7. Stunde tritt ein Sinken und dann ein nochmaliges geringes Steigen bis zur 9.—11. Stunde ein, wonach sie allmählig sinkt. Der Procentgehalt des Secretes verhält sich dabei im Allgemeinen umgekehrt wie die Absonderungsgeschwindigkeit (Heidenhain).

Ein Einfluss des Nervensystems auf die Drüse ist in hohem Grade wahrscheinlich, da die Absonderung offenbar reflectorisch schon vom Magen aus angeregt wird, aber man hat bisher specifische Secretionsnerven derselben noch nicht mit Sicherheit nachweisen können. Bei der Reizung des verlängerten Markes sieht man oft eine Beschleunigung der Secretion eintreten, diese wird aber häufig von einer Verlangsamung unterbrochen, auf welche am Ende der Reizung wieder eine Beschleunigung folgt (Heidenhain). Die Durchschneidung der zur Drüse gehenden Nerven, welche mit den Arterien eintreten, hat keinen Einfluss auf die Absonderung (N. Bernstein), und die Reizung derselben zeigt keine constanten Erfolge. Während der Brechbewegung wird die Absonderung unterbrochen (Bernard) und ebenso durch gewisse reflectorische Erregungen, z. B. bei der Reizung des centralen Vagusendes (N. Bernstein). Offenbar haben die vasomotorischen Nerven auch grossen Einfluss auf die Drüse. Während der Verdauung sind die Gefässe derselben stark erweitert, die Drüse ist rosa gefärbt, während sie im nüchternen Zustande blass aussieht. Den Einfluss des Nervensystems auf dieselbe kann man daher z. Th. auch auf die Thätigkeit der vasomotorischen Nerven zurückführen, indem jede Gefäss-

verengerung eine Stockung, jede Erweiterung eine Beschleunigung der Absonderung zur Folge haben kann. Doch ist es sehr wahrscheinlich, dass ausserdem specifische Secretionsnerven existiren. Atropin soll bei Hunden die Secretion hemmen (Pawlow).

Funktion desselben bei der Verdauung. — Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der pancreatische Saft bei der Verdauung im Darm eine sehr wesentliche Rolle spielt, da er alle verdauenden Fähigkeiten in sich vereinigt. Trotzdem ertragen Thiere eine permanente Pancreasfistel lange Zeit ohne sehr erhebliche Störungen. Bernard hatte angegeben, dass diese Thiere abmagern, da sie wenig Fett verdauen und fettreiche Excremente ausscheiden. Auch den Chylus fand er bei diesen Thieren fettarm und daher nicht weissgefärbt vor. Andere Forscher haben solche Folgen der Pancreasfistel nicht gesehen, doch hat Bernard darauf aufmerksam gemacht, dass viele Thiere einen doppelten Ductus pancreaticus haben, dass ferner die blosse Unterbindung desselben nicht entscheidend ist, da sich die Gänge leicht wieder herstellen. Die Exstirpation des Pancreas, welche erst in neuerer Zeit gelungen ist (v. Mering und Minkowsky), hat einen starken Diabetes mellitus zur Folge (s. 5. Cap. 3.), welcher zum Tode führt.

Jedenfalls scheint die Fettverdauung bei der Pancreasfistel nicht in dem Maasse gestört zu sein, wie bei der Gallenfistel. Auch die Eiweissverdauung des pancreatischen Saftes scheint dann theilweise durch die des Magensaftes und Darmsaftes ersetzt zu werden. Trotzdem müssen wir annehmen, dass sich der pancreatische Saft an den Verdauungsvorgängen im Darm auf das Lebhafteste betheiligt.

Die Brunner'schen Drüsen im Duodenum schliessen sich wohl dem Pancreas am besten an. Sie sind einfach acinös gebaute Drüschen mit cylindrisch bis kegelförmig gestalteten Secretionszellen. Es ist bis jetzt nicht möglich gewesen, die Beschaffenheit ihres Secrets zu ermitteln.

5. Der Darmsaft.

Die Lieberkühn'schen Drüsen. — Der Darmsaft wird von den Lieberkühn'schen Drüsen geliefert. Diese Drüsen sind einfach tubulös gebaut, stehen dicht gedrängt in der Dünndarmschleimhaut zwischen den Zotten derselben und breiten sich über die glatte Dickdarmschleimhaut bis in das Rectum hinein aus. Die Drüsen des Dünndarms enthalten cylindrische Secretionszellen als Fortsetzungen des cylindrischen Darmepithels, mit trübem, körnigem Protoplasma und grossem Kern. Zwischen diesen stehen, wie auf der ganzen Dünndarmschleimhaut, vereinzelte becherförmige Zellen mit hellem Inhalt von mucinhaltigem Protoplasma. Diese letzteren Zellen vermehren sich in den Drüsen des Dickdarms beträchtlich. Das Secret des Dünndarms ist daher von mehr wässeriger, das des Dickdarms von mehr schleimiger Beschaffenheit.

Eigenschaften des Darmsaftes. — Man hat reinen Darmsaft zu gewinnen gesucht, indem man eine Darmschlinge abband und sie von ihrem Inhalte reinigte. Auf diese Weise hat Frerichs einen schwach alkalischen Darmsaft von 2—2½ % festen Bestandtheilen ge-

wonnen, welche hauptsächlich aus Eiweiss und Salzen bestehen. Es ist aber klar, dass man auf diese Weise keinen ganz normalen Darmsaft erhält.

Weit besser ist daher die von Thiry erfundene Methode der Darmfistel. Es wird ein Dünndarmstück abgetrennt und die beiden Theile des Darms werden durch die Naht zu einem durchgängigen Darm wieder vereinigt. Das abgetrennte, mit seinem Mesenterium zusammenhängende Stück wird an einem Ende zu einem Blindsack geschlossen und mit dem anderen offen in die Bauchwunde eingeheilt. Später hat Vella die Darmfistel auch U-förmig gestaltet, indem er beide Enden des abgetrennten Stückes neben einander in die Bauchwunde einheilte. Aus der Thiry'schen Fistel erhält man Flüssigkeiten von 1,5—3 % festen Bestandtheilen. Ueber die verdauenden Wirkungen des Darmsaftes gehen die Ansichten aus einander. Frerichs hatte in seinen Versuchen an abgebundenen Darmschlingen eine diastatische Einwirkung auf Stärke beobachtet, welche aber von Thiry nicht bestätigt worden ist. Der Darmsaft ist dagegen im Stande, Rohrzucker zu Traubenzucker zu invertiren. Es besitzt ferner der Darmsaft nach Allen unzweifelhaft die Eigenschaft, Fibrinflocken, wenn auch langsam, zu lösen. Hart geronnenes Eiweiss löst er hingegen gar nicht oder nur äusserst langsam auf. Diese geringen peptischen Wirkungen können nur unter alkalischer Reaktion stattfinden.

Aus diesen geringen und fraglichen Wirkungen des Darmsaftes könnte man schliessen, dass er für die Verdauung nur von untergeordneter Bedeutung sei. Doch müssen wir wohl in Betracht ziehen, dass er auf der grossen Oberfläche des Darmes in beträchtlichen Mengen abgesondert wird, und dass immer wieder neue Mengen desselben mit den vorrückenden Massen des Darminhalts sich vermischen. Wenn daher seine Wirkungen auch verhältnissmässig schwach sind, so kann doch während der langen Zeit der Darmverdauung die Summation derselben eine erhebliche sein. Auch sollte man meinen, dass die ausserordentlich grosse Zahl der Lieberkühn'schen Drüsen einer nicht unwichtigen Funktion derselben entsprechen müsste.

Den schon früher erwähnten, von Busch beschriebenen Fall einer Dünndarmfistel, bei welchem der Chymus mit Galle und pancreatischem Saft aus der oberen Oeffnung des Duodenum austrat und bei welchem die Ernährung sich ausserordentlich hob, als man durch die untere Oeffnung des Duodenums Nahrung in den Darm brachte, hat man auch als Beweis dafür betrachtet, dass die Verdauung im Darm eine wesentliche Rolle spiele. Man hat zwar dagegen eingewendet, dass es sich in diesem Falle hauptsächlich um die Resorption im Darm gehandelt habe, deren Mangel freilich die Ernährung sehr beeinträchtigen muss. Aber der Resorption musste doch die Verdauung vorausgegangen sein, da die zugeführte Nahrung z. Th. aus Fleisch, Eiern u. s. w. bestand, und wir nicht annehmen können, dass die Eiweisskörper derselben unverändert resorbirt worden seien. Noch besser würde vielleicht der Erfolg gewesen sein, wenn man den mit Galle und Pancreassaft vermischten Chymus in die untere Oeffnung des Darmes gebracht hätte. Die Fettverdauung und -Resorption fiel gänzlich aus, so dass die Fäces bei Fettnahrung sehr fettreich waren. Wurden Tüllbeutel mit Fett-

massen in den Darm gebracht, so blieben diese unverändert. Stärkekleister wurde sehr schnell gelöst und in Zucker verwandelt, Eiweissstückchen wurden zum kleineren Theil verdaut, zeigten aber Fäulnissgeruch. Auch die Fäces hatten einen stark putriden Geruch, wie bei Gallenfistelthieren. v. Maly ist daher der Meinung, dass die Eiweissverdauung in diesem Falle nicht dem Darmsaft, sondern der durch Bakterien hervorgerufenen Fäulniss zuzuschreiben sei. Doch muss es wunderbar erscheinen, dass unter solchen Umständen die Ernährung sich in dem angegebenen Maasse bessern konnte. Eine Entscheidung der vorliegenden Fragen müsste vielmehr durch Versuche an Thieren herbeigeführt werden. Das Secret des Dickdarms ist eine schleimige Flüssigkeit und besitzt keine verdauende Eigenschaft mehr.

Absonderung desselben. — Die Absonderung des Darmsaftes scheint keine continuirliche zu sein, sie wird nach der Nahrungsaufnahme durch den Reiz des Darminhaltes angeregt. Mechanische und chemische Reize vermögen eine Absonderung hervorzurufen, wie man an der Thiry'schen Fistel beobachten kann. Eine Einwirkung des Nervensystems ist nicht ermittelt.

Veränderungen des Darminhaltes. — Die Veränderungen, welche der Darminhalt erleidet, setzen sich zusammen aus der Einwirkung aller Verdauungssäfte, aus gewissen Gährungs- und Fäulnissprocessen und aus dem stetig fortschreitenden Resorptionsprocess.

Unter den Gährungen ist die Milchsäurebildung aus Kohlehydraten als normaler Vorgang zu betrachten. Sie giebt dem alkalisch reagirenden Darminhalt im Cöcum wieder eine saure Reaktion. Dies ist namentlich in dem stark entwickelten Cöcum und Processus vermiformis der Pflanzenfresser in hohem Maasse der Fall. An den Wandungen des Darmes ist die Reaktion dagegen eine alkalische. Bei der Eiweissfäulniss bilden sich die fäcal riechenden Substanzen Indol und Skatol. Es entwickeln sich ferner Darmgase, welche aus CO_2, N, H, CH_4 und kleinen Mengen SH_2 bestehen.

Während der Fortbewegung des Darminhaltes durch die Peristaltik wird derselbe immer ärmer an Wasser, an gelösten und verdauten Stoffen. Die Excremente enthalten die unverdaulichen Reste der Nahrung, die Cellulose, das elastische Gewebe, die nicht zur Verdauung gelangten Massen, Gallenbestandtheile, Schleim und die erwähnten Fäulnissproducte.

6. Mechanische Vorgänge bei der Verdauung.

Die mechanischen Einwirkungen, welche bei der Verdauung stattfinden, haben die Aufgabe, die Nahrung gehörig zu zerkleinern, sie mit den Verdauungssäften hinreichend zu mischen und den Darminhalt vorwärts zu bewegen.

Das Kauen. — Durch das Kauen wird die Nahrung zerkleinert und zugleich mit dem Mundspeichel vermengt. Die Schneidezähne dienen zum Abbeissen, die Backzähne zum Zerreiben und Zermahlen der Speisen. Die Kaubewegung geschieht durch Ab- und Aufwärtsbewegung, durch seitliche Bewegung und Vor- und Rückwärtsschieben des Unterkiefers. Die hierbei betheiligten Muskeln sind die Mm. temporales, masseteres, pterygoidei interni und externi; sie ziehen ge-

meinsam den Unterkiefer aufwärts. Das Verschieben desselben besorgen die Mm. pterygoid. extern., das Rückwärtsschieben die Mm. pterygoid. intern., die seitliche Bewegung des Kiefers, welche als Mahlbewegung bei den Wiederkäuern besonders stark ausgebildet ist, wird durch den Pterygoid. extern. der einen und den intern. der anderen Seite abwechselnd hervorgebracht. Die Nerven, welche diese Muskeln versorgen, stammen aus dem dritten Aste des N. trigeminus (s. 11. Cap. C.).

Während des Kauens sorgt die Zunge vermöge ihrer Muskeln und ebenso der M. buccinator der Wange dafür, dass die Speisen immer zwischen die Kauflächen der Zähne geschoben werden. Hierdurch betheiligt sich auch der N. hypoglossus und facialis beim Kauakte.

Das Schlingen. — Nachdem der Bissen geformt ist, wird er auf den Zungenrücken gelegt, und es beginnt der Schlingakt. Dieser ist in seinem Anfang willkürlich und geht unvermerkt in eine reflectorische Bewegung über. Bringt man einem des Grosshirns beraubten Thiere einen Bissen auf den Zungenrücken, so bleibt er liegen, schiebt man ihn aber auf die Zungenwurzel, so wird eine Schlingbewegung reflectorisch ausgelöst.

Die Mechanik des Schlingens ist folgende. Zuerst wird die Zunge gegen den harten und weichen Gaumen nach oben und hinten gezogen und dadurch der Bissen gegen den Isthmus faucium gedrängt. Hierzu dienen die Mm. mylohyoidei, welche den Boden der Mundhöhle abflachen, die Mm. styloglossi, stylohyoidei und digastrici, welche die Zunge und das Zungenbein nach oben und hinten bewegen. Daher steigt auch der Kehlkopf dabei in die Höhe.

Der Isthmus faucium wird von den Arcus glossopalatini, den vorderen Gaumenbögen, und den Arcus glossopharyngei, den hinteren Gaumenbögen, gebildet, zwischen denen die Tonsille liegt. Der Bissen wird zuerst durch die Arcus glossopalatini gedrängt, deren Muskeln sich hinter ihm zusammenziehen. Die Arcus glossopharyngei dagegen haben nach Dzondi die Aufgabe, den Zugang zu den Choanen abzuschliessen. Zu diesem Zwecke schieben sich beide Bögen coulissenartig mit ihren Rändern nach der Mittellinie zu und bilden mit der zwischen ihnen liegenden Uvula eine schiefe Ebene, welche mit ihrer Rückfläche sich an die hintere Pharynxwand anlegt. Diese kommt, wie Passavant beobachtet hat, ihnen entgegen, indem sie durch Contraktion der queren Bündel des Constrictor pharyngis einen Wulst bildet. Zugleich wird das Gaumensegel durch die Levator veli palatini gehoben (s. Fig. 59 *A* und *B*).

Der Abschluss gegen den Kehlkopf wird durch die nach hinten gezogene Zungenwurzel und durch das Umklappen des Kehldeckels bewirkt. Beim Mangel des Kehldeckels kann durch die Zungenwurzel das Eintreten fester Massen in den Kehlkopf noch verhütet werden, beim Trinken aber tritt öfteres Verschlucken ein.

Der im Pharynx befindliche Bissen wird durch die starke Zusammenziehung der Mm. constrictores pharyngis in den Oesophagus gepresst, in welchem er durch peristaltische Bewegungen weiter befördert wird. Kronecker hat beobachtet, dass beim Trinken die Flüssigkeit durch das Zurückziehen der Zungenwurzel gegen den Pharynx wie durch den Stempel einer Spritze bis in den Magen gespritzt wird,

ohne dass peristaltische Bewegungen des Oesophagus hierzu nöthig sind. Diese Art der Beförderung auch auf das Schlingen eines festen Bissens zu übertragen, ist wohl unbegründet. Die peristaltische Contraktion des Oesophagus geht immer vom Schlundkopf aus; bleibt daher ein Bissen irgendwo stecken, so kann er nur durch eine neue Schlingbewegung weiter befördert werden (Volkmann).

Die Nerven, welche sich bei dem Schlingakte betheiligen, sind den genannten Muskeln entsprechend der N. trigeminus und facialis, der N. hypoglossus, der N. glossopharyngeus und vagus. Das Centrum für die Schlingbewegung befindet sich im verlängerten Mark.

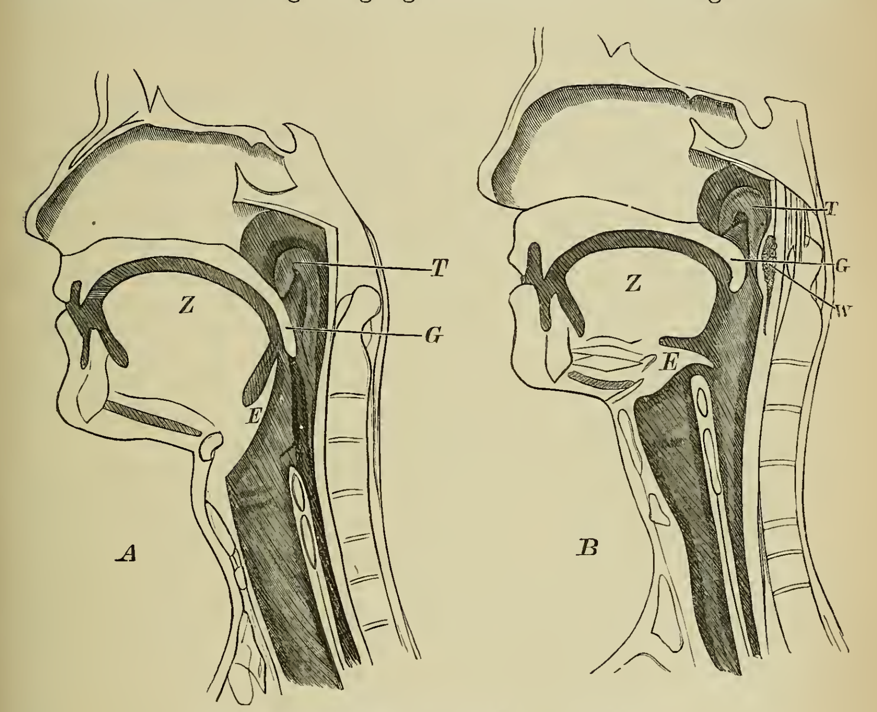


Fig. 59. Schlingorgane (nach S. Mayer und Zaufal):
A Ruhe, *B* Schlingbewegung;
Z Zunge, *E* Epiglottis, *T* Tuba Eustachii, *G* Gaumensegel, *W* Wulst der hinteren Rachenwand.

Nach der Durchschneidung beider Nn. vagi ist der Oesophagus gelähmt, so dass die Speisen in demselben stecken bleiben (s. 11. Cap. C.).

Die Magenbewegung. — Der leere Magen befindet sich in vollkommener Ruhe, die Bewegungen desselben werden durch Aufnahme der Speisen reflectorisch angeregt. Von den Gehirnnerven hat der N. vagus einen entschiedenen Einfluss auf die Muskulatur des Magens. Bei seiner Reizung entstehen in der Gegend der Cardia Contraktionen, welche sich über den ganzen Magen fortpflanzen. Aber auch nach der Durchschneidung beider Vagi finden peristaltische Contraktionen des Magens statt. Man muss daher die Centra für die peristaltische Bewegung in die Ganglien der Magenwandung verlegen.

Die Cardia öffnet sich nach jeder Schlingbewegung, bleibt aber bei gefülltem Magen beständig geschlossen und lässt nur Gase durchtreten.

Der Schliessmuskel derselben wird auch vom Vagus versorgt, und zwar, wie es scheint, sowohl mit erregenden als erschlaffenden Nerven. Auch der Schliessmuskel des Pylorus scheint mit erregenden und hemmenden Nervenfasern versehen zu sein, da er bei Reizung der Schleimhaut des Antrum pylori durch feste Massen sich zusammenzieht, bei Ansammlung flüssiger Massen daselbst aber erschlafft. Ob dieser Nervenmechanismus dem Vagus, Sympathicus oder den peripherischen Centren angehört, ist nicht ermittelt.

Erbrechen. — Abnormer Weise finden durch Erbrechen Entleerungen des Magens nach Aussen hin statt. Dies geschieht bei Ueberfüllung des Magens, durch krankhafte Reizung der Magenschleimhaut, durch Einwirkung der Brechmittel und im Beginn vieler acuten Krankheiten.

Die Mechanik der Brechbewegung besteht nicht allein, wie man Anfangs geglaubt hat, darin, dass der Magen antiperistaltische Bewegungen ausführt, sondern vornehmlich in einer kräftigen Zusammenziehung der Bauchmuskeln und des Zwerchfells, der sog. Bauchpresse, während die Cardia erschlafft. Das letztere ist durchaus nothwendig, da eine willkürliche, kräftige Pressung, wie sie auch bei der Defäcation stattfindet, die Cardia nicht sprengt. Ohne die Bauchpresse kommt aber die Entleerung des Magens nicht zu Stande, denn Magendie hat festgestellt, dass bei eröffneter Bauchhöhle das durch Brechmittel herbeigeführte Erbrechen jenen Erfolg nicht mehr hat. Dagegen ist die Peristaltik des Magens hierzu entbehrlich, denn Magendie hat Erbrechen beobachtet, wenn der Magen durch eine Blase ersetzt war und Brechweinstein in das Blut gespritzt wurde.

Mit der Erschlaffung der Cardia ziehen sich beim Erbrechen auch die longitudinalen Fasern des Oesophagus zusammen und verkürzen ihn.

Die Brechbewegung wird durch das „Brechcentrum“ im verlängerten Mark vermittelt. Der Reiz wirkt entweder reflectorisch vom Magen aus ein, oder direct vom Blut aus auf das Centrum, da viele subcutan oder in das Blut eingeführte Mittel, wie Tartarus stibiatus (Brechweinstein), Apomorphin u. s. w., Erbrechen herbeiführen. Auch bei vielen Erkrankungen scheint der Reiz auf das Centrum direct einzuwirken.

Die Nn. vagi spielen beim Erbrechen keine wesentliche Rolle, denn nach Durchschneidung derselben kann dieses durch Brechmittel hervorgerufen werden.

Magen der Wiederkäuer und Vögel. — Complicirter ist das Verhalten des Magens der Wiederkäuer in seinen verschiedenen Abtheilungen. Das Futter tritt zuerst in den Pansen, der eine hornige Schleimhaut besitzt und in welchem es nur mit Speichel und Schleim digerirt wird. Es tritt dann in den Netzmagen oder Haube und von hier durch den Oesophagus in die Mundhöhle zum Zweck des Wiederkäuens zurück. Alsdann gelangt es durch eine seitliche Rinne des Oesophagus in den Blättermagen und schliesslich in den Laabmagen, welcher den Magensaft absondert. Die Rückbeförderung des Futters in die Mundhöhle scheint ein dem Erbrechen ähnlicher Vorgang zu sein.

Die Vögel besitzen einen Vor- oder Drüsenmagen, welcher den Magensaft absondert. Von da gelangt das Futter in den kräftigen Muskelmagen, in welchem es gehörig zerrieben wird.

Die Darmbewegung. — Die peristaltischen Bewegungen des Darmes werden durch periphere in den Darmwandungen liegende Centra unterhalten; dieselben werden in die Ganglienzellen des Plexus myentericus (Auerbach) verlegt. Die natürliche Reizung geschieht von der Darmschleimhaut aus und ist daher als reflectorische zu betrachten. Man muss einen Nervenmechanismus annehmen, welcher es bewirkt, dass unter normaler Reizung die Contraktion sich in normaler Richtung fortpflanzt. Abnorme Reize rufen dagegen auch antiperistaltische Contraktionen hervor.

Der N. vagus hat auch einen Einfluss auf den oberen Abschnitt des Dünndarms, da bei seiner Reizung die Zusammenziehungen des Magens sich auf diesen fortsetzen. Der N. splanchnicus major ist dagegen als Hemmungsnerv des Darmes anzusehen (Pflüger) (s. 11. Cap. D.).

Durch Dyspnoe und durch Anämie in den Därmen wird heftige Darmbewegung hervorgerufen (Sigm. Mayer und Basch), O-reiches Blut wirkt dagegen beruhigend.

Die Entleerung der Fäces geschieht unter der Mitwirkung der Bauchpresse. Zugleich erschlaffen der Sphincter ani intern. und extern., während sich der Levator ani zusammenzieht. Die Sphincteren haben ein Centrum im Lendenmark (s. 11. Cap. A. 2. a).

Fünftes Capitel.

Die Lymphe, die Resorption und die Assimilation.

1. Die Lymphe.

Die Lymphe sammelt sich in dem Lymphgefässsystem und wird durch die grossen Lymphstämme den grossen Venen im Thorax zugeführt. Der Ductus thoracicus, welcher die Lymphe der untern Körperhälfte und des Darmes enthält, mündet an der Vereinigung der Vena jugularis intern. und subclavia der linken Seite, der Ductus lymphaticus sinister, welcher die Lymphe der linken oberen Extremität und Kopfhälfte führt, ebendaselbst und der Ductus lymphaticus dexter an der entsprechenden Stelle rechterseits.

Man unterscheidet der Beschaffenheit nach die Körperlymphe oder Lymphe kurzweg und die Darmlymphe oder den Chylus, welcher während der Resorption ein milchweisses Aussehen besitzt. Der letztere enthält die durch die Darmresorption aufgenommenen Stoffe.

Eigenschaften der Lymphe. — Die Lymphe ist, wenn sie nicht mit Chylus vermischt ist, eine klare Flüssigkeit von schwach alkalischer Reaktion. Man kann sie aus den grösseren Lymphstämmen der Extremität gewinnen. Man unterscheidet in ihr das Lymphplasma und als morphotische Elemente die Lymphkörperchen, Leucocyten, welche in ihrem Aussehen und Verhalten mit den farblosen Blutkörperchen identisch sind.

Das Lymphplasma ist als ein verdünntes Blutplasma anzusehen. Es gerinnt unter denselben Erscheinungen und Bedingungen etwas langsamer und weniger fest als das Blut. Wir finden darin dieselben chemischen Bestandtheile wie im Blutplasma vor, sowohl die organischen desselben, als auch die Salze und Gase (s. S. 149). Die Concentration der Lymphe scheint eine sehr wechselnde zu sein, sie schwankt zwischen 2—6 %. Die Concentration des Chylus ist eine viel grössere, sie erreicht bei der Resorption 10—15 %. Meist ist das Gemisch beider aus dem Ductus thoracicus untersucht worden.

Bildung und Bedeutung der Lymphe und der Parenchymflüssigkeiten. — Die Lymphe entsteht aus dem Blut und sammelt sich in den kleinsten Anfängen der Lymphgefässe an. Diese

Anfänge verlegt man in die capillären Interstitien der verschiedenartigen Gewebe, aus welchen die kleinsten Lymphgefässe oder Lymphcapillaren hervorgehen. Die hier aus dem Blut abgeschiedene Flüssigkeit ist die Parenchymflüssigkeit der Gewebe und hat die Bestimmung, den Organelementen die ihnen nöthigen Nährstoffe zu liefern. Ebenso nimmt sie Producte des Stoffwechsels aus den Organelementen auf, um sie an das Blut abzugeben. Sie vermittelt also den beständigen Austausch der Stoffe zwischen Blut und den Geweben. Der Ueberschuss der abgesonderten Flüssigkeit aber wird in die Lymphgefässe geführt und fliesst dem Blutstrom wieder zu. Die Lymphe enthält daher neben den von den Organen nicht verbrauchten Stoffen auch eine gewisse Menge von Zersetzungsproducten, namentlich CO_2 und Spaltungsproducte der Eiweisse.

Als Kraft, welche die Absonderung der Lymphe bewirkt, hat man in erster Linie die Filtration aus dem Blute angesehen, da die Lymphe eine verdünnte Blutflüssigkeit ist und bekanntlich bei der Filtration von Eiweisslösung und anderen colloiden Stoffen das Filtrat eine geringere Concentration besitzt als die angewendete Flüssigkeit. In der That nimmt die Lymphmenge eines Körpertheiles mit Erhöhung des Blutdrucks in demselben zu und mit Verminderung desselben ab (Ludwig und Tomsa). Unterbindet man die abführenden Venen, so verstärkt sich dadurch der Lymphstrom, wie es scheint durch Erhöhung des Capillardruckes. Nach Unterbindung der Lymphgefässe entsteht Oedem der Körpertheile.

Zu der Filtration aus dem Blute gesellt sich aber, wie man annehmen muss, ein stetiger Austausch durch Osmose zwischen Blut, Lymphe und Geweben. Nach neueren Versuchen von Heidenhain spielt bei der Absonderung der Lymphe auch die Thätigkeit der Capillarzellen eine wesentliche Rolle. Wenn man Zucker oder Salze in das Blut einspritzt, so treten sie schnell in die Lymphe über, so dass diese einen höheren Gehalt an ihnen annimmt als das Blut. Dies liesse sich durch Filtration schwer erklären; doch sollte man daran denken, dass nach Versuchen von W. Schmidt in dem Filtrat einer Mischung von krystalloiden mit colloiden Substanzen die ersteren an Concentration zunehmen. Heidenhain findet ferner, dass es lymphagoge Substanzen giebt, welche die Lymphabsonderung erheblich steigern, wahrscheinlich durch Einwirkung auf die Capillarwände. Zu diesen gehören Extrakte von Krebs-, Muschelmuskeln und Blutegeln. Die vasomotorischen Nerven haben einen Einfluss auf die Lymphabscheidung, insofern Erweiterung der Gefässe eine Beschleunigung, Verengerung derselben eine Verlangsamung herbeiführt. Dies geschieht wohl nicht nur durch Steigen und Fallen des Capillardruckes, sondern auch durch die Zunahme und Abnahme der Blutgeschwindigkeit.

Aeltere Untersucher (Nasse) haben schon beobachtet, dass die Concentration der Lymphe bei Thieren mit der Dauer des Ausfliessens zunimmt; dies ist wohl daraus zu erklären, dass die Entziehung der Lymphe einen zunehmenden Wasserverlust des Blutes bedingt. Die aus Lymphfisteln beim Menschen gelegentlich gewonnene Lymphe hat sehr verschiedene Concentrationen gezeigt. Dieselben werden namentlich von den Organen, aus denen die Lymphe stammt, und von dem Ernährungszustande des Körpers abhängig sein.

Fortbewegung der Lymphe. -- Die Triebkräfte, welche den Lymph- und Chylusstrom vorwärts bewegen, sind verschiedenartige. Ihre Hauptquelle ist der Blutdruck, welcher in der abgesonderten Parenchymflüssigkeit einen gewissen Druck herstellt. Da nun am Ende des Lymphgefässsystems im Thorax der Druck negativ ist, so ist ein stetiges Gefälle des Druckes in den Lymphgefässen vorhanden. Die Athembewegungen befördern den Lymphstrom in derselben Weise wie den Blutstrom in den Venen, indem die Inspiration den negativen Druck im Thorax vergrössert. Ebenso tragen die Zwerchfellscontraktionen durch Vermehrung des intraabdominalen Druckes zur Beschleunigung des Lymphstromes bei. Jeder Rückfluss bei positivem Druck im Thorax ist aber durch die Anwesenheit der zahlreichen Klappen gehindert.

Der positive Druck der Lymphe in den Geweben stammt daher aus der Filtration, aus der Osmose und vielleicht noch aus anderen secretorischen Kräften. Er braucht nur gering zu sein, um die Bewegung zu unterhalten. Ludwig und Noll maassen mit einem Manometer den Druck im Ductus thoracicus während der Resorption und fanden ein Steigen desselben bis zu 10—30 mm Wasser. Diese geringe Grösse spricht nicht dagegen, dass der Blutdruck im Wesentlichen die treibende Kraft ist, da der Capillardruck viel höher zu setzen ist.

Da die Wandungen der Lymphgefässe mit Muskelfasern versehen sind, so ist es wahrscheinlich, dass Zusammenziehungen derselben durch Verengerung des Lumens den Flüssigkeitsstrom beschleunigen, da die Klappen den Rückstrom hindern. Es ist dies zwar nicht experimentell nachgewiesen, ebenso wenig ein Einfluss von Nerven auf den Zustand der Lymphgefässe, doch finden wir bei den Amphibien besondere contraktile Organe, die Lymphherzen, vor, welche einer solchen Funktion vorstehen. Sie liegen in der Anal- und Axillargegend, bestehen aus einer Kammer mit quergestreiften Muskelfasern und werden vom Rückenmark aus rhythmisch innervirt. Eigenthümlicher Weise werden ihre motorischen Nerven durch Curare gelähmt. Daher füllen sich die grossen Lymphsäcke der Frösche unter der Haut bei der Curarelähmung stärker mit Lymphe an.

Ebenso wie den Blutstrom in den Venen befördert auch die Muskelbewegung den Lymphstrom rein mechanisch durch abwechselnde Compressionen. Man hat beobachtet, dass auch passive Gelenkbewegungen, selbst nach dem Tode, die Lymphe in den Gefässen vorwärts treiben. Es ist klar, dass jeder rhythmisch wirkende Druck auf die Gewebe sowie Streichen in der Richtung des Stromes die Lymphe in die grösseren Lymphgefässe treiben wird. Daher bedient man sich neuerdings vielfach der Massage, um den Lymphstrom zu befördern und abnorme Abscheidungsproducte zu beseitigen. Auch die rhythmischen Bewegungen glatter Muskulatur werden im Stande sein, die Lymphe vorwärts zu bewegen. Man nimmt daher an, dass die peristaltischen Bewegungen des Darmes und die Zusammenziehung der glatten Fasern in den Zotten den Chylusstrom fördern.

Die Geschwindigkeit des gesammten Lymph- und Chylusstromes ist sehr gering gegenüber der des Blutes. Die Ermittlungen hierüber sind sehr schwankend und unsicher. Aus dem Ductus thoracicus eines nüchternen Hundes fliessen in 1 Minute etwa 2—3 ccm Lymphe. Die Gesammtmenge von Flüssigkeit, welche den Ductus thoracicus passirt,

wird demnach in 24 Stunden der Blutmenge des Körpers etwa gleich kommen. Ein schneller Verlust von Lymphe, bis zu etwa ein Viertel der Blutmasse, kann durch Erschöpfung den Tod herbeiführen (Ludwig und Lesser).

Seröse Flüssigkeiten. — Die serösen Flüssigkeiten, welche von den serösen Häuten aus dem Blute abgeschieden werden, sind als Lymphflüssigkeiten zu betrachten. Sie enthalten dieselben Stoffe wie die Lymphe, aber keine oder nur wenige Leucocyten. Daher gerinnen sie meist nicht spontan (s. S. 38). Die serösen Höhlen communiciren durch kleine Spaltöffnungen mit den Lymphgefässen der serösen Häute.

2. Die Resorption.

Die Resorption findet überall im Körper theils durch die Lymphgefässe, theils durch die Blutgefässe statt. Am wichtigsten für die Ernährung des Körpers ist die Resorption der verdauten Nahrungsstoffe durch den Darm. Es kann aber auch von allen übrigen Stellen des Körpers, von Schleimhäuten der Organe oder innerhalb der Gewebe, subcutan und interstitiell, eine Resorption von Stoffen stattfinden, insofern sie löslich und diffusibel sind. Man bedient sich daher vielfach der subcutanen Injection von Medicamenten. Eine Resorption durch die äussere Haut ist fraglich oder sehr gering.

Die Darmresorption beginnt schon in der Mundhöhle, doch nur in minimalem Grade, sie ist nicht unbeträchtlich innerhalb des Magens, erreicht aber ihre höchste Intensität in dem ganzen Dünndarm und ist im Dickdarm wiederum eine verhältnissmässig geringere.

Ort und Organe der Resorption. — Der Process der Resorption ist eine Funktion der Schleimhaut des Darmes und wird durch deren Blut- und Lymphgefässe vermittelt. Die Schleimhaut des Dünndarms zeichnet sich durch besondere Resorptionsorgane, die Zotten, aus. Dieselben bestehen aus fingerförmigen Ausstülpungen der Schleimhaut von $^1/_4$—1 mm Länge, bedeckt mit den cylindrischen Epithelzellen derselben. In der Mitte der Zotte befindet sich das blind endende centrale Chylusgefäss, welches in das Netz der Chylusgefässe der Darmwand einmündet. Das Gewebe der Zotte wie der ganzen Darmschleimhaut zwischen den Drüsen ist adenoides Gewebe, bestehend aus einem Netzwerk von Bindegewebszellen, in deren Maschen grosse lymphoide Zellen liegen. In dem Gewebe liegen glatte Muskelfasern in longitudinaler Richtung, welche von Brücke nachgewiesen sind. Die Zotte ist mit Blutgefässen reich versorgt; an einer Seite derselben steigt eine kleine Arterie hinein, sich bis zur Spitze in Capillaren auflösend, welche bis zur Epithelschicht reichen; an der gegenüberliegenden Seite liegt die abführende Vene. An der Oberfläche der cylindrischen Epithelzellen sieht man einen schmalen Saum, den Basalsaum, welcher eine feine Strichelung zeigt. Derselbe ist vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Anfangs glaubte man, dass er Porencanälchen enthielte, jetzt nimmt man allgemein an, dass er aus Stäbchen zusammengesetzt ist, welche den Flimmerhaaren der Darmepithelien wirbelloser

Thiere analog sein mögen (s. nachstehende Figuren 60 *A* und *B*). Man schreibt ihnen daher auch Contraktilität zu.

Bildung des Chylus. — Dass die Resorption durch die Chylusgefässe des Darmes stattfindet, geht aus der directen Beobachtung hervor. Tödtet man ein Thier im Zustande der Darmverdauung und Resorption, so sieht man die Chylusgefässe des Mesenteriums mit einem milchweissen Safte erfüllt. Der aus dem Ductus thoracicus ausfliessende Chylus ist ebenfalls milchweiss, und zeigt unter dem Mikroskop betrachtet eine feine Emulsion aus staubförmig zertheilten Fetttröpfchen, welche Brown'sche Molekularbewegung ausführen. Daneben sieht man einzelne Chyluskörperchen.

Der Chylus besteht demnach aus der Darmlymphe, welche aus den Blutgefässen des Darmes in derselben Weise abgesondert wird wie die Körperlymphe, welche aber vermöge der Resorption einen grossen

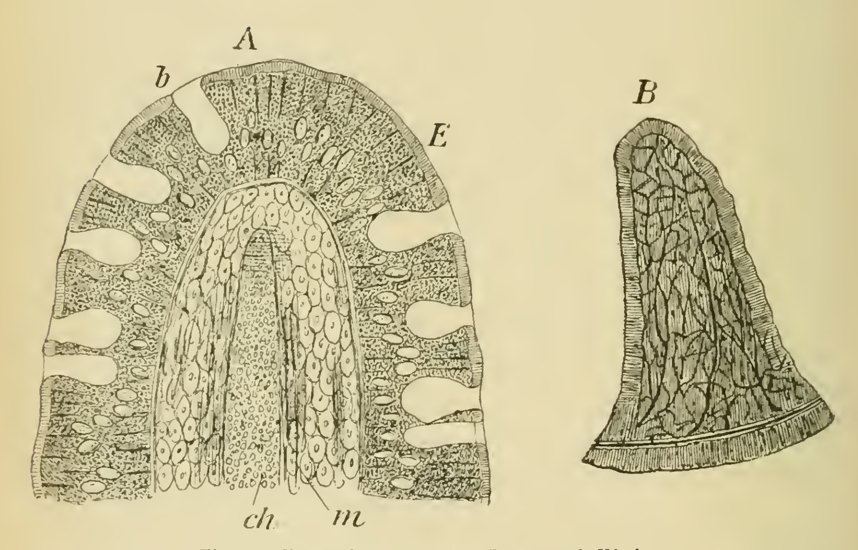


Fig. 60. Zotten des Darmes der Ratte (nach Klein):
A Spitze einer Zotte: *E* Epithelzellen, *b* Becherzellen, *ch* Chylusraum, *m* glatte Muskelfasern; *B* ganze Zotte mit Blutgefässen.

Theil der verdauten Nahrungsstoffe, und zwar hauptsächlich das emulgirte Fett in sich aufgenommen hat. Er enthält während der Resorption etwa 10 % an festen Bestandtheilen, welche vornehmlich aus Fett und im Uebrigen aus den Stoffen der Lymphe bestehen.

Der Weg, welchen die Fetttröpfchen in die Chylusbahn hineinnehmen, lässt sich unter dem Mikroskop verfolgen. Man sieht während der Resorption das centrale Chylusgefäss der Zotte sowie das ganze Gewebe derselben mit Fetttröpfchen imprägnirt. Da auch das Protoplasma der Epithelzellen mit Fetttröpfchen erfüllt ist, so ist klar, dass letztere von den Zellen aufgenommen und durch das Gewebe der Zotte in den Chylusraum transportirt werden. Dass dieser Vorgang durch Diffusionskräfte bewerkstelligt werde, ist nicht wahrscheinlich. Man stellt sich daher vor, dass die Stäbchen der Epithelzellen vermöge ihrer Contraktilität, ähnlich wie Amöben, die Fetttröpfchen ergreifen, und dass diese

durch contraktile Vorgänge in den Zellen der Zotte weiter befördert werden. In letzter Zeit ist auch beobachtet worden, dass wandernde Leucocyten ihre Fortsätze zwischen den Epithelzellen in das Darmlumen hineinstrecken und Fetttröpfchen in sich aufnehmen. Daraus aber schliessen zu wollen, dass diese vornehmlich die Aufgabe hätten, das emulgirte Fett aus dem Darmlumen in das Chylusgefäss zu transportiren, erscheint unbegründet. Der grösste Theil der Fettemulsion tritt offenbar durch die Epithelzellen hindurch. Ob aber von diesen aus der Weg durch die Zellen des Gewebes oder zwischen denselben hindurchführt, ist zweifelhaft. Sehr bemerkenswerth ist es, dass fein vertheilte Partikelchen von Farbstoffen von den Epithelzellen nicht aufgenommen werden.

Die Zotten scheinen sich vermöge ihrer Muskelfasern rhythmisch zu entleeren und ihren Inhalt in die grösseren Chylusgefässe zu treiben. Brücke nimmt an, dass die Galle als Reiz auf die Zotten einwirke (s. S. 200).

Blutgefässresorption. — Die Resorption durch die Blutgefässe kann im Wesentlichen nur auf Processen der Hydrodiffusion beruhen, wobei freilich nicht ausgeschlossen ist, dass die Beschaffenheit der lebenden Gefässwand diese Vorgänge mannigfach modificirt. Fettemulsionen können offenbar nicht in die Blutgefässe eintreten. Dagegen ist einleuchtend, dass alle leicht löslichen und diffusibeln Verdauungsproducte, das Wasser und die Salze, von den Blutgefässen gut aufgenommen werden können. Da die Capillaren sich dicht unter der Epithellage der Schleimhaut ausbreiten, so fangen sie gewissermaassen die leicht diffusibeln Stoffe ab und lassen dem Chylus das Fett übrig. Die hierbei wirksamen Kräfte sind z. Th. als osmotische zu betrachten.

Um die Resorption der Stoffe zu studiren, hat man dieselben im Chylus und Blutstrom aufgesucht. Da der Chylus langsam strömt, so müssen die resorbirten Stoffe, welche unverändert in ihn eintreten, in demselben gut nachweisbar sein. Das Blut strömt hingegen so schnell durch den Darm hindurch, dass immer nur geringen Menge der resorbirten Stoffe in ihm enthalten sein können. Es sammelt sich dieses Blut in der Pfortader, um die Leber zu durchströmen und hierselbst weitere Veränderungen zu erleiden. Man hat daher das Pfortaderblut während der Resorption vielfach auf seine Bestandtheile untersucht. Man hat ferner die Resorbirbarkeit der Stoffe geprüft, indem man sie in eine abgebundene leere Darmschlinge eines Thieres gebracht und das Verhalten hierselbst beobachtet hat (Frerichs, Funke).

Resorption des Wassers. — Die Resorption des Wassers geht ziemlich schnell und vollständig vor sich, wenn man dasselbe in eine abgebundene Darmschlinge bringt. Da das Blut als eine concentrirte Lösung colloider Substanzen angesehen werden kann, welche ein hohes endosmotisches Aequivalent haben, so vermag es durch Osmose allein erhebliche Mengen von Wasser aufzusaugen. Dies wird um so schneller geschehen, je wasserärmer das Blut ist. Bei grossem Durste, nach heftigem Schweisse ist die Wasseraufnahme beim Trinken eine schnelle und beträchtliche. Ist das Blut wasserreicher geworden, so geht sie langsamer vor sich. Es ist wahrscheinlich, dass von dem zugeführten Wasser der grössere Theil in die Blutgefässe eintritt, ein kleinerer Theil

für die Chylusbahn übrig bleibt. Es befindet sich selbstverständlich in dem Darme niemals ganz reines Wasser, selbst wenn wir destillirtes Wasser zuführen, da sofort durch Secretion Stoffe in das Wasser eintreten. Doch sind diese verdünnten Lösungen in ihrem Verhalten bei der Osmose vom reinen Wasser wohl nicht sehr verschieden.

Resorption der Salze. — Die Salze der Nahrung, insbesondere das ClNa, werden in verdünnten Lösungen gut aufgenommen. Sobald aber die Concentration der Flüssigkeit eine gewisse Grenze überschreitet, so tritt eine Ausscheidung von Wasser in den Darm ein. Die abgebundene Darmschlinge, in welche die Lösung gebracht ist, entleert sich nicht, sondern füllt sich stärker mit Flüssigkeit an. Kochsalzlösungen bis zu 2 % werden resorbirt, von da ab aber wird die Transsudation allmählig stärker als die Resorption und ist bei 10 % eine sehr intensive, so dass sich die abgebundene Darmschlinge prall mit Flüssigkeit anfüllt.

Diese Vorgänge lassen sich zum Theil wenigstens auf die osmotischen Eigenschaften der Salze zurückführen. Eine verdünnte Salzlösung verhält sich einer Eiweisslösung gegenüber fast wie reines Wasser. Eine concentrirte Salzlösung hingegen entzieht auch einer Eiweisslösung, sowie den todten Geweben, Wasser, weil die Diffusionsgeschwindigkeit der Salze viel grösser ist als die der colloiden Stoffe. Es hängt ferner der Vorgang von der Grösse des endosmotischen Aequivalentes*) der Salze ab. Dasselbe beträgt für ClNa 4,3, für Na_2SO_4 und $MgSO_4$ dagegen 11—12. Daher erklärt sich die abführende Wirkung der schwefelsauren Magnesia und des Glaubersalzes, welche schon in verdünnteren Lösungen eine Transsudation von Wasser aus dem Blute in den Darm hervorrufen. Buchheim hat gezeigt, dass, wenn man schwefelsaure Magnesia in das Blut einspritzt, eine Diarrhöe nicht eintritt, sondern im Gegentheil eine Verstopfung durch stärkere Wasserresorption aus dem Darme. Zu diesen osmotischen Processen gesellen sich freilich im Darme noch die erregenden Wirkungen der Salze auf die Drüsen, so dass man die Wasserabscheidung nicht als reine Diffusion ansehen kann. Andere Abführmittel wirken durch Vermehrung der Peristaltik und Behinderung der Resorption.

Da im Darm unter normalen Verhältnissen immer nur sehr verdünnte Salzlösungen vorhanden sind, so geht ihre Resorption gut von Statten. Es genügen schon die Verdauungssäfte allein, um eine stärkere Concentration zu verhüten; noch mehr ist dies bei normaler Ernährung unter Zufuhr der genügenden Wassermenge der Fall.

Resorption der Kohlehydrate. — Die Kohlehydrate werden nach ihrer Umwandlung in Zucker resorbirt, der sich zum Theil auch in Milchsäure umsetzt.

Im Blute befindet sich immer eine kleine Quantität Zucker von 0,1—0,2 %. In dem Chylus hingegen ist auch während der Resorption die Zuckermenge meist eine geringere, niemals eine grössere als im Blute. Es geht hieraus hervor, dass der Zucker nicht oder nur zum kleinsten Theile durch die Chylusgefässe, sondern durch die Blutgefässe resorbirt

---

*) „Endosmotisches Aequivalent" ist diejenige Wassermenge, welche bei der Osmose einer Lösung gegen Wasser auf die Gewichtseinheit der gelösten Substanz ausgetauscht wird.

wird. Da der Zucker, wie die Salze, zu den krystalloiden Stoffen gehört und daher leicht diffundirt, so ist seine leichte Aufnahme in die Blutgefässe wohl verständlich.

Im Pfortaderblut hat v. Mering den Zucker während der Resorption von reichlicher, stärkehaltiger Nahrung in grösserer Menge vorgefunden als im übrigen Blute. Dass er sich schnell im Kreislauf vermindert, liegt, wie wir sehen werden, in der Funktion der Leber, welche ihn als Glycogen festhält.

Bringt man Zuckerlösungen in eine abgebundene Darmschlinge, so verhalten sie sich ähnlich wie Salzlösungen. Die verdünnteren Zuckerlösungen werden gut resorbirt, concentrirtere dagegen erzeugen ebenfalls eine Transsudation von Wasser in den Darm. Das endosmotische Aequivalent 7,1 des Zuckers ist zwar höher als das des Kochsalzes, auch seine Diffusionsgeschwindigkeit kleiner; trotzdem werden seine verdünnteren Lösungen nach Versuchen von Funke besser resorbirt. Es muss also wohl die chemische Beschaffenheit der Substanzen einen besonderen Einfluss auf die lebende Membran ausüben.

In dem Darmcanal können sich immer nur verdünnte Zuckerlösungen bilden, da das Amylum ganz allmählig in Zucker umgewandelt und der Zucker als solcher nur in verhältnissmässig kleinen Quantitäten genossen wird. Würde man alle Kohlehydrate in Gestalt von Zucker dem Darm zuführen, so würde dies im höchsten Grade unzweckmässig und nachtheilig sein, denn die Erfahrung lehrt, dass übermässiger Genuss von Zucker Diarrhöen verursacht. Dies erklärt sich nach obigen Beobachtungen durch osmotische Wirkungen. Nur der Säugling nimmt seinen ganzen Bedarf an Kohlehydrat als Milchzucker in sich auf, aber in einer nicht mehr schädlich wirkenden Verdünnung, da sein Darm nur der flüssigen Nahrung angepasst ist.

Die Quantität der Milchsäure, welche sich aus den Kohlehydraten bildet, ist vermuthlich nicht unbeträchtlich. Sie verbindet sich im Darm und während ihrer Resorption mit Alkalien zu milchsauren Salzen, welche gut löslich sind. Es ist daher anzunehmen, dass diese auch vornehmlich durch die Blutgefässe resorbirt werden. Doch sind sie auch im Chylus nach reichlicher Amylumfütterung vorhanden (v. Mering).

Resorption der Eiweisskörper. — Da die Eiweisskörper bei der Verdauung in die leicht diffusibeln Peptone verwandelt werden, so wird daraus die schnelle Resorption der Eiweisse verständlich. Während das unveränderte, sog. native Eiweiss, wie es Brücke genannt hat, in seiner unvollkommenen Lösung ein sehr hohes endosmotisches Aequivalent besitzt, welches grösser als 100 ist, so besitzen die Peptone nach Versuchen von Funke ein endosmotisches Aequivalent gleich 7,1—9,9. Für verdünntere Lösungen fiel es höher aus als für concentrirtere, und es zeigte sich ferner, dass sehr geringe Säuremengen das Aequivalent noch mehr verminderten, grössere es aber vermehrten, während Alkalien es in steigendem Grade verminderten. Es geht daraus hervor, dass sowohl die sauren Peptonlösungen des Magens bei ihrem geringen Säuregehalt als auch die alkalischen des Dünndarmes eine grosse Diffusionsfähigkeit haben.

Funke brachte Eiweiss und Peptonlösungen in abgebundene Darmschlingen. Die Eiweisslösungen wurden nicht resorbirt, concen-

trirtere Lösungen erzeugten sogar eine Transsudation von Wasser in den Darm. Peptonlösungen dagegen zwischen 2—8 % etwa wurden gut resorbirt, so dass in wenigen Stunden über die Hälfte der Peptonmenge in der Schlinge verschwunden war.

Innerhalb des Darmes können sich, wie schon früher bemerkt, immer nur verdünnte Peptonlösungen bilden, da diese in dem Maasse, als sie entstehen, resorbirt werden. Concentrirtere Peptonlösungen würden einen ungünstigen Einfluss ausüben, da sie die Wirkung der peptischen Fermente herabsetzen. Sie würden aber auch ähnlich wie die concentrirten Salzlösungen eine Transsudation von Wasser in den Darm hervorrufen und daher schädlich wirken. Bei der künstlichen Ernährung durch Peptone muss daher wohl darauf geachtet werden, dass nicht zu grosse Quantitäten auf einmal dem Darmcanal zugeführt werden.

Es muss als allgemeines Gesetz für die Resorption der löslichen Verdauungsproducte hingestellt werden, dass sie nur in verdünnten Lösungen aufgenommen werden. Concentrirtere Lösungen derselben würden sowohl den Fortschritt der Verdauung wie der Resorption hemmen. Die zur Herstellung der verdünnten Lösungen nöthige Wassermenge braucht aber nicht mit der Nahrung zugeführt zu werden, sondern sie wird zum grössten Theile von den Verdauungssäften geliefert, insbesondere von dem Darmsaft, der bei seinen geringen verdauenden Eigenschaften vornehmlich eine solche Funktion zu haben scheint. Es macht diese Wassermenge daher einen beständigen intermediären Kreislauf durch.

Schicksal der resorbirten Peptone. — Man hat nun sowohl im Chylus als auch im Pfortaderblut nach den resorbirten Peptonen gesucht. Es stellt sich aber das merkwürdige und wichtige Faktum heraus, dass weder Chylus noch Pfortaderblut merkliche Mengen davon enthalten. Höchstens Spuren davon sind im Pfortaderblut gefunden worden. Man wird daher folgern müssen, dass die Peptone während oder gleich nach der Resorption in native Eiweisskörper zurückverwandelt werden. Dieser Vorgang würde einer Synthese ähnlich sein, da man sich vorstellt, dass Peptonmoleküle durch Spaltung der Eiweissmoleküle entstehen. Eine Anhäufung von Peptonen im Blute hat, wie man weiss, giftige Wirkungen zur Folge. Die Peptone heben die Gerinnbarkeit des Blutes auf und erzeugen einen comatösen Zustand (s. S. 38), wenn man Lösungen derselben in das Blut injicirt. Ausserdem werden sie als solche unzersetzt durch den Harn wieder nach Aussen abgeschieden, es entsteht Peptonurie (Hofmeister). Auch wenn man Peptonlösungen unter die Haut spritzt, so werden sie zwar resorbirt, aber durch den Harn wieder ausgeschieden. Es ist daher nicht möglich, den Körper durch subcutane Peptoninjectionen zu ernähren. Man hat daraus geschlossen, dass die Umwandlung der Peptone in native Eiweisskörper schon innerhalb der Darmwandung vor sich gehe, und Hofmeister hat gefunden, dass, wenn man frische Darmschleimhaut mit Peptonlösungen digerirt, das Pepton darin verschwindet. Ausserdem ist es möglich, dass eine Umwandlung der Peptone im Leberblutstrome erfolgt (Fede, Hermann). Es fragt sich nun, ob alle Eiweisskörper als Peptone zur Resorption gelangen, oder ob solche auch als native Eiweisse resorbirt werden. Schmidt-Mühlheim hat

gezeigt, dass eine Eiweissernährung durch Peptone allein vollständig ausreicht, indem er Hunde nur mit Peptonen, Fetten und Kohlehydraten fütterte und sie in gutem Ernährungszustande erhielt. Damit ist vollständig dargethan, dass die Peptone assimilirt werden und dass sie den Eiweissstoffwechsel des Körpers allein unterhalten können, wenn sie dem Darm zugeführt werden. Aber freilich wäre es dadurch nicht gänzlich ausgeschlossen, dass auch native Eiweisskörper, soweit sie nicht der Peptonumwandlung unterliegen, aufgenommen werden. Brücke will gefunden haben, dass aus einer gereinigten Darmschlinge Milch resorbirt werden kann, und zwar durch die Chylusgefässe. Es ist indessen sehr unwahrscheinlich, dass Eiweisskörper bei der Resorption in die Chylusbahn eintreten. Denn in dem langsam strömenden Chylus müsste während der Resorption eine merkliche Vermehrung des Eiweissgehaltes bemerkbar sein, was aber nicht der Fall ist, wie Heidenhain neuerdings wieder bestätigt hat. Man hat zwar gemeint, dass wenn Fetttröpfchen durch das Zottengewebe bis in den centralen Chylusraum vordringen, dies auch für natives Eiweiss denkbar sei. Indessen ist hiergegen zu bemerken, dass wenn Fetttröpfchen als begrenzte Körperchen sehr wohl durch contraktile Kräfte des Zellprotoplasmas befördert werden können, diese Art der Beförderung nicht auf Eiweissmoleküle übertragen werden kann. Durch Diffusion aber kann das native Eiweiss schwerlich weder in die Chylus- noch in die Blutbahn gelangen.

Schmidt-Mühlheim hat in seinen Versuchen auch mit grosser Wahrscheinlichkeit nachgewiesen, dass die Peptone durch die Blutgefässe resorbirt werden. Er hat an Hunden den Ductus thoracicus unterbunden und bei der Fütterung mit Peptonen und Kohlehydraten beobachtet, dass die Thiere die normalen Mengen von Eiweiss in Harnstoff zersetzen, ohne an Gewicht zu verlieren. Dieser Zustand kann freilich nicht lange bestehen bleiben, denn der anschwellende Ductus thoracicus platzt schliesslich und ergiesst seinen Inhalt in die Bauchhöhle oder es bilden sich vielleicht auch andere Collateralen desselben in die Blutgefässe. Es musste aber alles Pepton durch die Pfortader dem Blute zugeführt worden sein. Dies wird auch unter normalen Verhältnissen und bei normaler Ernährung in demselben Maasse der Fall sein.

Fette. — Den Weg, welchen das emulgirte Fett nimmt, haben wir bereits verfolgt. Es gelangt ausschliesslich in die Chylusgefässe. Ein Theil des Fettes wird aber in Glycerin und Fettsäure zerlegt, welche sich mit freiem Alkali zu Seifen verbindet. Das Glycerin sowohl als die Seifen sind in ihren Lösungen gut diffusibel und es ist daher möglich, dass sie durch die Blutgefässe resorbirt werden. Das Glycerin findet man aber weder im Blute noch im Chylus vor, so dass man annehmen muss, dass es schnell im Stoffwechsel verzehrt wird oder sich mit Fettsäuren wieder zu Fetten verbinde. Das letztere ist von Grünhagen daraus geschlossen worden, dass bei Fütterung mit Glycerin und fettsauren Alkalien sich fetthaltiger Chylus bildet. Ferner hat Radziejewski bei Fütterung mit Seifen allein eine zunehmende Fettbildung bei Thieren beobachtet. Indessen bleibt es in letzterem Falle sehr fraglich, ob sich dieses Fett aus den zugeführten Fettsäuren gebildet habe; denn wo sollte das dazu nöthige Glycerin hergekommen

sein? Die fettsauren Alkalien findet man im Blut und im Chylus nur in geringen Mengen vor. Es scheint die Zerlegung der Fette in Glycerin und Fettsäure im Darm überhaupt nur eine mässige zu sein und vornehmlich zu dem Zwecke zu erfolgen, um Seifen zu bilden, deren Gegenwart jene feine Emulsion zu Stande bringt, welche zur Fettresorption erforderlich ist (s. S. 198).

Die Emulsionirung der Fette durch die gemeinsame Wirkung der Galle und des pancreatischen Saftes ist somit die wichtigste Vorbereitung für die Resorption derselben. Die Fettresorption beginnt daher erst im Dünndarm unterhalb der Einmündung des pancreatischen Ganges. Die Lymphe des Magens ist eine klare Flüssigkeit, welche keine Fettemulsion enthält. Im unteren Abschnitt des Dünndarmes nimmt der Fettgehalt des Chylus ab; die Lymphe des Dickdarmes ist wiederum klar, es findet hier keine Fettresorption mehr statt.

Die Fette sind um so leichter emulgirbar und werden um so besser resorbirt, je leichter sie sich verflüssigen. Daher sind die Butterfette am leichtesten verdaulich, schwerer das Olein, Palmitin und Stearin. Je mehr Palmitin und Stearin in den thierischen Fetten enthalten ist, desto schwerer verdaulich sind sie. Der Hammeltalg ist schwerer verdaulich als Schweinefett. Auch das zähflüssige Olivenöl ist schwerer verdaulich als die Butterfette.

Die Menge des resorbirten Fettes hängt natürlich ganz von der Qualität der Nahrung ab. Man kann bei Thieren einen grossen Theil des Fettes aus der Nahrung in dem aus dem Ductus thoracicus ausfliessenden Chylus wieder auffinden; denn unter normalen Bedingungen wird wenig Fett mit den Excrementen entleert. Bidder und Schmidt haben an Katzen ermittelt, dass auf 1 kg des Körpers in 1 Stunde 0,6 g Fett resorbirt wurden.

Der Fettgehalt des Chylus ist ausserordentlich schwankend. Von älteren Beobachtern (Nasse, C. Schmidt) wird er zu 3% angegeben, in neueren Versuchen nach reichlicher Fettfütterung ist er aber bei Hunden zu 8—15% gefunden worden (Zawilski). Es ist einleuchtend, dass diese Werthe durchaus von dem Fettgehalt der Nahrung abhängen werden. Der Chylus der Pflanzenfresser, welche wenig Fett aufnehmen, wird im Allgemeinen geringere Mengen von Fett enthalten als der der Fleischfresser bei Genuss von fetthaltigem Fleisch.

Resorption im Dickdarm. — In dem Dickdarm des Menschen und der Fleischfresser ist für gewöhnlich die Resorption der Nahrungsstoffe nur eine geringe. Dagegen werden noch erhebliche Mengen Wasser resorbirt, so dass der Darminhalt bis zum Rectum immer wasserärmer und fester wird. Doch kann auch hier noch Resorption leicht löslicher Stoffe stattfinden; man hat daher bei Kranken, welche vom Magen aus keine Speise aufnehmen können, ernährende Klystiere angewendet, welche aus verdauten Stoffen, Pepton-, Dextrinlösungen u. s. w. bestehen. Zuckerlösungen verursachen leicht Durchfall. Am rationellsten ist es, breiige Fleischmassen mit Pancreasinfus einzubringen, die allmählig verdaut und resorbirt werden (Leube-Rosenthal).

3. Die Assimilation.

Die resorbirten Nährstoffe werden in Organbestandtheile verwandelt und unterliegen hierbei verschiedenartigen Umwandlungen. Der erste Akt dieses Vorganges ist die Bereitung der Blut- und Lymphbestandtheile, aus denen sich die chemischen Bestandtheile der Organe bilden. Alle diese Vorgänge nennt man Assimilirungen oder metabolische Processe.

Obgleich man diese Vorgänge nur zum geringen Theile kennt, so hat man Grund anzunehmen, dass sie in chemischen Synthesen bestehen, ähnlich denen, welche in den Pflanzen stattfinden. J. v. Liebig hatte Recht, wenn er sagte, dass der thierische Organismus die Synthese fortsetzt, welche der pflanzliche begonnen hat. Die Bildung der nativen Eiweisskörper aus den Peptonen während ihrer Resorption ist schon als ein solcher synthetischer Process anzusehen. Wir kennen ferner die Leber als ein Organ, in welchem synthetische Processe stattfinden, z. B. die Bildung der Gallensäuren und des Glycogens. Die höchste Stufe der thierischen Synthese ist aber die Erzeugung des lebenden Protoplasmas in den Zellen des Blutes, der Lymphe und aller Gewebe, die in einer Umwandlung des todten Eiweisses, unter Aufnahme von Sauerstoff und Molekülgruppen anderer Stoffe, in das der lebenden Substanz besteht. Alle Wachsthumsvorgänge beruhen auf dieser Synthese.

Die Metamorphosen der Lymphe und des Blutes gehen in den Lymphdrüsen, der Milz, wahrscheinlich auch im Knochenmark, der Thymusdrüse, Schilddrüse, den Nebennieren und ähnlichen Organen vor sich.

Bildung der Leucocyten. Die Lymphdrüsen. — Die Leucocyten, Lymphkörperchen und farblose Blutkörperchen, haben ihre Bildungsstätte in den Lymphdrüsen. Man hat festgestellt, dass die Lymphe und der Chylus, welche aus den Drüsen abströmen, mehr Leucocyten enthalten als die zuströmenden Flüssigkeiten. Dies ist besonders bei den Raubthieren deutlich an den Lymphdrüsen des Mesenteriums. Diese liegen alle in einem halbmondförmigen Packet (Pancreas Asellii) vereinigt an der Wurzel des Mesenteriums. Der einströmende Chylus enthält nur wenige Leucocyten, der ausströmende hingegen eine beträchtliche Zahl derselben. Die Lymphdrüsen sind aus adenoidem Gewebe zusammengesetzt. Die bindegewebige Hülle sendet Septa in das Innere, wodurch dasselbe in grössere und kleinere Hohlräume zerfällt, deren Wandungen mit dem weichen adenoiden Gewebe ausgekleidet sind. Dieses wird von den sternförmig verästelten, mit einander verbundenen Bindegewebszellen gebildet, in deren Reticulum die lymphoiden Zellen gebettet sind. Die Lymphe und der Chylus strömen durch die Vasa afferentia an der Rinde ein, durchströmen die Strassen zwischen dem adenoiden Gewebe und fliessen am Hilus durch die Vasa efferentia aus. Im Innern treten sie mit den Zellen der Gewebe in Verkehr und schwemmen die durch Wachsthum gereiften lymphoiden Zellen als Lymphkörperchen mit sich fort.

Lymphe und Chylus führen dem Blutstrom beständig neugebildete Leucocyten zu. Es muss daher auch im Blute ein Untergang von Leucocyten in demselben Maasse stattfinden, was in hohem Grade wahr-

scheinlich, wenn auch nicht direct nachgewiesen ist. Es ist nicht daran zu denken, dass die Leucocyten der Lymphe und des Chylus aus den Capillaren ausgewanderte farblose Blutkörperchen seien, die auf einem Umwege durch das Lymphsystem wieder in den Blutstrom gelangten; denn unter normalen Bedingungen findet eine solche Auswanderung, wenn überhaupt, jedenfalls nur in geringem Maasse statt. Nur die bei der Entzündung alterirten Capillarwandungen lassen die farblosen Blutkörperchen in grosser Zahl durchtreten, die sich dann als Eiterkörperchen in den Geweben ansammeln (s. S. 28 u. 84). Dass die Lymphdrüsen als Bildungsstätte der Leucocyten angesehen werden müssen, geht auch daraus hervor, dass sie unter pathologischen Verhältnissen in der Leukämie (Virchow), bei welcher die Zahl der farblosen gegenüber der der rothen Blutkörperchen in beträchtlichem Maasse wächst, stark vergrössert und hypertrophirt sind.

Wir können das Schicksal der durch den Chylus resorbirten Stoffe bisher noch nicht genügend verfolgen. Die feinen Fetttröpfchen des Chylus mögen zum Theil von den Leucocyten aufgenommen werden und deren Stoffwechsel dienen. In dem venösen Blute des rechten Herzens kann man die Fettemulsion während der Resorption, besonders bei säugenden Thieren, noch als Rahm auf dem gelassenen Blute beobachten. Im allgemeinen Blutstrom aber verschwindet das Fett ziemlich schnell. Auf welche Weise es hier verarbeitet oder wie es den Organen abgegeben wird, ist eine noch zu lösende Frage (s. 7. Cap. 2.).

Die in den Darmwandungen liegenden Peyer'schen und solitären Follikel sind ihrem Baue nach Lymphdrüsen und besitzen dieselbe Funktion wie diese. Ja das ganze Schleimhautgewebe ist als adenoides Gewebe, gewissermaassen auch als Lymphdrüse anzusehen. Daraus erklärt sich, dass der aus der Darmwandung abströmende Chylus auch schon eine geringe Zahl von Leucocyten mit sich führt.

Die Lymphdrüsen haben die Fähigkeit, pathologische Producte, Bacillen und anderes, festzuhalten, welche durch Infection eingedrungen sind. Gelangen diese in die ersten Lymphwege, so können sie in den Lymphdrüsen stecken bleiben, welche dann gewissermaassen als Filter dienen und den Körper vor Allgemeininfectionen schützen. Wahrscheinlich spielen hierbei die Leucocyten eine wichtige Rolle, da sie im Stande sind, Bacillen aufzunehmen und zu zerstören, wie von Metschnikow beobachtet ist (Phagocytose). Auch die bei der Entzündung aus den Blutgefässen auswandernden Leucocyten sollen nach dieser Lehre die Aufgabe haben, die Entzündungserreger durch Phagocytose zu bekämpfen. Die Erkrankungen der Lymphdrüsen bei Tuberculose, Scrophulose, Syphilis lassen sich auf solche Vorgänge zurückführen.

Die Thymusdrüse ist ihrem Baue nach der Lymphdrüse ähnlich und spielt wahrscheinlich im embryonalen Leben bei der Erzeugung von Leucocyten eine Rolle. Später atrophirt sie.

Die Milz. — Die Milz ist als eine Blutdrüse zu betrachten. Sie besteht wie die Lymphdrüsen aus einem bindegewebigen Balkenwerk, das in ein feineres Netzwerk übergeht. Die Wandungen der kleinsten Hohlräume sind mit adenoider Substanz ausgekleidet. In diese ergiesst sich aber in der Milz das Blut der Milzarterie, welche sich in kleine Büschel (Penicilli) auflöst, deren kleinste Aestchen in die Hohlräume

der Milz einmünden. Dieselben sind gewissermaassen als erweiterte Capillaren zu betrachten, aus denen die Venen hervorgehen. Das bindegewebige Balkenwerk der Milz ist auch mit glatten Muskelfasern ausgestattet, durch deren Zusammenziehung das Volumen der Milz verändert werden kann. Elektrische Reizung der Milz erzeugt deutliche Runzelung an der Oberfläche (Brücke). Auf den Aesten der Penicilli sitzen die 1/3—1/2 mm grossen runden Malpighi'schen Körperchen, welche mit lymphoiden Zellen angefüllt sind.

In dem Venenblute der Milz findet man eine viel grössere Zahl von Leucocyten vor als im zufliessenden Blute. Man zählt in jenem bei gut gefütterten Thieren auf 70 rothe ein farbloses Blutkörperchen (Hirt). Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass der Blutstrom aus dem adenoiden Gewebe der Milz lymphoide Zellen, welche daselbst durch Wachsthum immer wieder von Neuem entstehen, als farblose Blutkörperchen mit sich fortnimmt. Die Milz besitzt demnach eine ähnliche Funktion wie die Lymphdrüsen, nur mit dem Unterschiede, dass sie die farblosen Zellen direct an den Blutstrom abgiebt. In der Leukämie findet man auch häufig Vergrösserungen der Milz vor.

Man hatte früher der Milz auch die Funktion zugeschrieben, rothe Blutkörperchen aus farblosen Zellen zu erzeugen, weil man geglaubt hat, in dem Milzblute auch Uebergangsformen zwischen rothen und farblosen Zellen zu sehen. Indessen haben sich diese Beobachtungen als Täuschungen erwiesen, wohl dadurch herbeigeführt, dass nicht selten Leucocyten auftreten, welche vermöge amöboider Bewegungen Trümmer von rothen Blutkörperchen in sich aufnehmen. Ob rothe Blutkörperchen in der Milz in grösserer Zahl zerfallen als in anderen Organen, ist fraglich.

Die weiche, grauröthliche Masse, welche man aus der vom Blut befreiten Milz auspressen kann, hat man die Milzpulpa genannt; sie besteht offenbar aus adenoider Substanz, mit Blutresten gemischt, und zeigt unter dem Mikroskop eine Unzahl farbloser lymphoider Zellen nebst rothen Blutkörperchen. Man hat an ihr oft deutlich saure Reaktion beobachtet und Leucin nebst Tyrosin darin vorgefunden.

Um über die Funktion der Milz Aufschluss zu erhalten, hat man dieselbe bei Thieren exstirpirt. Bardeleben und Andere haben diese Operation an Hunden mit Glück ausgeführt und gar keine nachtheiligen Folgen derselben gesehen. In mehreren Fällen hat man aber bei der Section eine Hypertrophie der Lymphdrüsen vorgefunden, woraus hervorgehen würde, dass diese nach dem Verlust der Milz in der Bildung der erforderlichen Zahl der Leucocyten vicariirend eintreten, auch ein Beweis dafür, dass der Milz vornehmlich dieselbe Funktion wie den Lymphdrüsen zukommt.

Das Venenblut der Milz ergiesst sich mit dem Magen- und Darmvenenblut in die Pfortader. Es ist daher wohl von Bedeutung, dass dieses an farblosen Zellen so reiche Blut erst durch die Leber strömt, bevor es sich dem allgemeinen Blutstrome beimischt.

Das Volumen und der Blutgehalt der Milz kann in Folge der Contraktion und Erschlaffung der Gefässe und der Thätigkeit der glatten Muskelfasern im Milzgewebe erheblich schwanken. Während der Verdauung schwillt die Milz durch die allgemeine Erweiterung der Abdominalgefässe an. Chinin und ihm ähnliche Medicamente verkleinern die Milz.

Bei manchen fieberhaften Krankheiten, Intermittens, Malaria und anderen beobachtet man Anschwellungen der Milz, die sich wohl auch zum Theil auf Gefässerweiterungen in derselben zurückführen lassen. Vielleicht finden in der Milz auch ähnlich wie in den Lymphdrüsen Ansammlungen pathologischer Producte, Bacillen etc., statt. In diesem Falle würde sie auch als Schutzorgan gegenüber den in das Blut eingedrungenen Schädlichkeiten dienen.

Bildung rother Blutkörperchen. — Die rothen Blutkörperchen entstehen beim Embryo aus farblosen, kernhaltigen Zellen. Es bildet sich im Protoplasma der rothe Farbstoff; der Kern in den Blutkörperchen der Säugethiere verschwindet. Der Ort dieser Umwandlung soll beim Embryo hauptsächlich die Leber sein, welcher von der Milz die farblosen Zellen zugeführt werden. Im nachembryonalen Leben ist dies jedoch nicht mehr der Fall. Weder die Milz noch die Leber betheiligen sich an der Erzeugung rother Blutkörperchen aus farblosen Zellen. Dagegen hat man in einem anderen Gewebe Uebergangsformen zwischen farblosen und farbigen Blutzellen entdeckt. Bizzozero und Neumann haben im rothen Knochenmark die Entstehung rother Blutzellen nachgewiesen. Es besteht das Knochenmark aus einem sehr weichen, zarten, adenoiden Gewebe, das mit Blutgefässen versorgt wird; das gelbe Knochenmark hingegen enthält viel Fett und keine Blutgefässe. In dem Gewebe des rothen Knochenmarkes bilden sich Zellen mit rothgefärbtem Protoplasma. Es scheint, dass diese in die Blutgefässe einwandern, denn nach starken Blutverlusten sieht man diese Zellen in grösserer Zahl im circulirenden Blute (Neumann). In neuerer Zeit ist eine Vermehrung der kernhaltigen rothen Zellen (Erythroblasten) durch Mitose (Kerntheilung, s. 13. Cap. A. 1.) beobachtet worden (Howell).

Die Schilddrüse. — Ein Organ besonderer Art scheint die Schilddrüse zu sein. Sie enthält runde geschlossene Körper, welche von festem Bindegewebe umhüllt, innen mit niedrig cylindrischen Endothelzellen ausgekleidet sind und im Innern eine gallertartige Colloidmasse enthalten. Stärkere Ansammlungen dieser Masse erzeugen die häufig vorkommenden Geschwülste (Kropf, Struma). Die Drüse besitzt zahlreiche Blut- und Lymphgefässe, auch Nerven. Bedrohliche Symptome, Tetanus, epileptische Krämpfe, welche bei Operation von Kröpfen nach vollständiger Entfernung beider Schilddrüsen auftraten, hatten zu der Vermuthung geführt, dass sie ein zur Erhaltung normaler Blutbeschaffenheit nothwendiges Organ sei. Die Exstirpation beider Schilddrüsen bei Hunden hatte in der That ähnliche Erscheinungen zur Folge (Schiff), so dass die Thiere bald zu Grunde gingen. Hingegen ist von H. Munk behauptet worden, dass die Verletzung nahliegender Nervenäste des Vagus und der in die Drüse eintretenden Nerven secundär diese Erscheinungen hervorrufe. Andere halten jedoch an der Annahme fest, dass die Schilddrüse bestimmt sei, giftige Substanzen des Stoffwechsels zu zerstören, weil der Tod nicht eintritt, wenn nur geringe Reste derselben stehen bleiben. Es ist ferner beobachtet worden, dass nach Exstirpation der Schilddrüsen bei Kaninchen das Knochenwachsthum zurückbleibt (Grützner).

Nebennieren. — Ebenso räthselhafte Organe sind die Nebennieren. Dieselben enthalten eine kleine, mit Flüssigkeit gefüllte Höhle. Sie bestehen aus einem Gewebe, welches schlauchförmig gestaltete

Reihen von grossen Zellen enthält, die durch Bindegewebe von einander abgegrenzt sind. In der Marksubstanz kommen grosse, multipolare Zellen vor, welche für Ganglienzellen gehalten werden (Ecker).

Bei der von Addison beschriebenen Bronzekrankheit, bei welcher sich die Haut bronzeartig färbt, findet man oft Entartung der Nebennieren vor. Man hat daher vermuthet, dass sie etwas mit der Pigmentbildung im Körper zu thun hätten. Die Exstirpation der Nebennieren hatte in den ersten Versuchen (Brown-Séquard) den Tod zur Folge. Doch gelang es späteren Untersuchern (Schiff, Philippeau) die Thiere zu erhalten.

An die genannten Organe reiht man auch die Hypophysis cerebri an, deren Struktur der der Nebenniere ähnlich ist (Ecker).

Der Pfortaderblutstrom. — Es ist unzweifelhaft von der allergrössten Bedeutung, dass die durch die Blutgefässe aus dem Darm resorbirten Stoffe nicht unmittelbar dem allgemeinen Blutstrom zugeleitet werden, sondern durch die Pfortader vorher zur Leber gelangen. Es vereinigen sich zur Pfortader die Venen des Magens, des Darmes und der Milz. Die Leber ist daher nicht nur als secernirende Drüse, sondern auch als ein Organ anzusehen, in welchem wichtige metabolische Processe stattfinden. Zu diesen Vorgängen gehört vor Allem die Erzeugung des Glycogens.

Die Glycogenie. — Das Glycogen ist zu gleicher Zeit von Bernard und von Hensen entdeckt worden. Es war vorher bekannt, dass in der Leber sich viel Zucker bilden könne, den man Leberzucker nannte. Dieser entsteht aber erst aus dem Glycogen nach dem Tode, während die Leber des eben getödteten Thieres nur wenig oder keinen Zucker enthält. Da das Glycogen ($C_6H_{10}O_5$) wie das Amylum sich durch diastatische Fermente in Zucker umwandelt, so muss ein Ferment vorhanden sein, welches nach dem Tode das Glycogen in Zucker umsetzt. Wenn man aber die frische Leber in kleinen Stücken sofort mit siedendem Wasser behandelt, so erhält man aus ihr nur Glycogen und keinen Zucker oder nur Spuren davon (Pavy).

Das Glycogen ist in den Leberzellen enthalten und kann hier durch die weinrothe Färbung mit Jod nachgewiesen werden. Es ist in amorphen Körnchen im Protoplasma der Zellen abgelagert.

Das Glycogen erhält man nach Brücke aus dem Wasserextrakt der Leber, indem man die Eiweisskörper aus der Flüssigkeit mit Jodquecksilberjodkalium ausfällt. Giesst man das Filtrat in Alkohol, so fällt das Glycogen aus. Das diastatische Ferment, welches sich nach dem Tode in der Leber bildet, ist durch Glycerin extrahirbar (v. Wittich).

Das Glycogen kommt auch in anderen Organen vor, namentlich in den Muskeln (s. 9. Cap. A. 3.). In diesen dient es höchst wahrscheinlich zur Erzeugung der Muskelarbeit, da seine Menge beim Tetanus abnimmt, sei es nun, dass es direct verbrennt oder erst, nachdem es in Zucker umgewandelt worden ist. Man findet ferner Glycogen in embryonalen Geweben und im Hoden vor (Kühne).

Es unterliegt keinem Zweifel, dass das Glycogen im Stoffwechsel beständig verzehrt wird und in dem Ablauf desselben eine sehr wichtige Rolle spielt. Dies wird dadurch bewiesen, dass im Hungerzustande das Glycogen in der Leber sehr schnell abnimmt und bei Säugethieren nach einer Woche fast ganz geschwunden ist. Es ist

nicht anzunehmen, dass in diesem Falle der Verbrauch des Glycogens in der Leber selbst stattfinde. Vielmehr erscheint die Leber als eine Bildungsstätte und Vorrathskammer desselben für den ganzen Organismus, welche noch eine Zeitlang den Körper damit versorgt, wenn keine Nahrung mehr zugeführt wird.

Um über die Bedeutung dieser Funktion ins Klare zu kommen, ist es nothwendig, zu untersuchen erstens, aus welchen der Leber zugeführten Nahrungsstoffen das Glycogen erzeugt wird, zweitens auf welche Weise das Leberglycogen in den allgemeinen Kreislauf gelangt, um in den Organen Verwendung zu finden, und drittens in welcher Beziehung es zu dem im Blute beständig vorhandenen Zucker steht.

Was den ersten Punkt anbetrifft, so beobachtet man, dass bei hungernden Thieren, deren Leber man als nahezu glycogenfrei oder wenigstens sehr glycogenarm betrachten kann, die Zufuhr von Nahrung schon nach wenigen Stunden eine reichliche Glycogenbildung hervorruft, sobald die Resorption in Gang gekommen ist. Was liegt daher näher, als sich vorzustellen, dass aus den resorbirten und durch die Pfortader der Leber zugeführten Stoffen das Glycogen direct bereitet wird? Diejenige Substanz aber, aus der sich Glycogen am leichtesten bilden kann, ist ja offenbar der durch die Blutgefässe aus dem Darm resorbirte Zucker. In der That haben Weiss und Luchsinger nachgewiesen, dass die Leber von Hungerthieren nach Zufuhr von Kohlehydraten allein, von Amylum und Zucker, sofort wieder Glycogen ansammelt. Milchsäure dagegen vermag kein Glycogen zu erzeugen. In sehr geringem Grade findet bei hungernden Thieren Glycogenbildung statt, wenn ihnen nur Fette mit der Nahrung gereicht werden, aber aus dem Glycerin kann sich Glycogen bilden (Luchsinger). Da nun aus den Fetten bei der Pancreasverdauung Glycerin entsteht, so sollte man meinen, dass auch die Fette Glycogen erzeugen müssten. Wenn trotzdem die meisten Untersucher nach Fettfütterung nur wenig Glycogen in der Leber gefunden haben, so hängt dies vielleicht davon ab, dass die Fettresorption eine sehr langsame ist und das sich bildende Glycogen in diesem Zeitraum verzehrt wird. Eine vorwiegend eiweisshaltige Nahrung, welche möglichst frei von Kohlehydraten und Fetten ist, erzeugt ebenfalls Glycogen in der Leber, aber sehr viel weniger, als wenn man einen grossen Theil des Eiweiss durch Kohlehydrate ersetzt.

Man muss hieraus wohl schliessen, dass sich das Glycogen vorzugsweise aus den Kohlehydraten der Nahrung, und zwar direct aus dem resorbirten Zucker bildet, in geringerem Maasse aus Eiweiss und Fett. Eine Bildung desselben aus Eiweiss ist desshalb nicht ganz sicher zu erweisen, weil es bekanntlich sehr schwer ist, aus einer Eiweissnahrung alle Kohlehydrate und Fette zu entfernen. Gegen eine lebhafte Erzeugung aus Eiweiss spricht ja auch das Verhalten des hungernden Thieres, welches in diesem Zustande von seinem eigenen Eiweiss zehrt, ohne Glycogen ansammeln zu können. Die fleischfressenden Thiere aber nehmen mit ihrer Nahrung nicht nur viel Eiweiss und Fett auf, sondern auch eine in Betracht kommende Menge Glycogen und Zucker, welche im Fleische enthalten sind. Man hat auch wohl daran gedacht, dass sich aus dem Eiweiss die N-haltigen Gallensäuren und aus dem N-losen Rest das Glycogen zur gleichen Zeit bilden könnten. Doch

gegen eine solche Möglichkeit spricht die schon oben erwähnte Thatsache, dass die Gallensecretion bei Hungernden nach Nahrungsaufnahme sofort beginnt, die Glycogenbildung aber erst nach der Resorption (s. S. 197).

Die von Allen unbestrittene Fähigkeit der Leberzelle, Zucker in Glycogen umzuwandeln, ist als ein synthetischer Process anzusehen, wobei Zuckermoleküle unter Abspaltung von H_2O-Molekülen sich zum Glycogenmolekül vereinigen. Der Vorgang ist der Bildung der Gallensäuren und der Hippursäure analog. Die Leberzelle scheint daher unter allen thierischen Zellen der Pflanzenzelle am meisten verwandt zu sein.

Verwendung des Leberglycogens. — Die zweite Frage ist nun die, welches Schicksal das in der Leber bereitete Glycogen erleidet. Dass es in der Leber selbst nicht verbrannt wird, haben wir aus den angeführten Gründen schon geschlossen. Die Leber ist keineswegs ein Ort stärkerer Oxydationsprocesse, obgleich das Lebervenenblut ein wenig wärmer ist als das übrige Venenblut. Das kommt aber nur daher, dass die Lebervenen wohl die vor Ausstrahlung geschützteste Lage im Körper haben (s. 8. Cap.). Die Temperatur in der Leber müsste eine enorm hohe sein, wenn alles darin sich ansammelnde Glycogen daselbst verbrennen sollte. Wenn wir nun bedenken, wie schnell es im Hungerzustande verzehrt wird und wie schnell es sich nach der Nahrungsaufnahme wieder erzeugt, so müssen wir uns vorstellen, dass es unter normaler Ernährung beständig gebildet und verbraucht wird. Wir können nicht annehmen, dass ein und dieselbe constante Glycogenmenge in der Leber gewissermaassen nur für den Nothfall deponirt sei und sonst am Stoffwechsel nicht Theil nehme.

Claude Bernard ging bei seinen Untersuchungen von der naheliegenden Voraussetzung aus, dass das Glycogen sich in Zucker umwandele und dem Blutstrom beimische. Er verglich daher den Zuckergehalt des arteriellen, des Pfortaderblutes und des Lebervenenblutes mit einander. Das arterielle Blut enthält gewöhnlich 0,1—0,2 % Zucker; im Pfortaderblut fand Bernard auch keine grösseren Mengen davon vor, hingegen immer einen höheren Gehalt an Zucker, von 0,2 bis 0,9 % sogar, im Lebervenenblute. Um das letztere rein zu gewinnen, führte er beim lebenden Thiere einen Catheter von der rechten Vena jugularis durch den rechten Vorhof und die Vena cava inf. bis zu den Lebervenen ein. Diese Beobachtungen von Bernard waren wohl an sich richtig, aber v. Mering hat in neuerer Zeit gezeigt, dass das Verhältniss des Zuckergehaltes im Pfortader- und Lebervenenblute nicht immer ein solches ist, sondern wesentlich von der Art der Ernährung und der Zeit der Untersuchung abhängt. Wenn man ein Thier mit einer kohlehydratreichen Nahrung füttert und im Zustande der Resorption untersucht, so findet man im Gegentheil in dem Pfortaderblute einen höheren Zuckergehalt vor als im Lebervenenblute. Diese Thatsache entspricht ganz unserer Erwartung, wenn wir davon ausgehen, dass der resorbirte Zucker des Pfortaderblutstroms hauptsächlich zur Glycogenerzeugung dient. Hat aber die Resorption aufgehört, so wird das Pfortaderblut an Zucker arm erscheinen, ja sogar ärmer als das arterielle, wie anderes venöses Blut. Alsdann findet man, wie Bernard es constatirt hatte, im Lebervenenblute einen höheren Zuckergehalt vor, als in dem Pfortaderblute. Bei Thieren, welche nur mit

Fleisch und Fett gefüttert werden, wird man aber auch während der Resorption in der Pfortader einen geringeren Zuckergehalt vorfinden als in den Lebervenen, da die Fleischnahrung nur wenig Kohlehydrat enthält und das Glycogen der Leber sich in diesem Falle zum grossen Theile aus Eiweiss und Fett bildet. Es muss daher zwischen reinen Fleischfressern und Pflanzenfressern ein Unterschied in dieser Beziehung existiren und bei Omnivoren wird das Verhalten ganz von der Art der Ernährung abhängen. Im nüchternen Zustande aber und in den ersten Hungertagen muss bei allen Thieren das Lebervenenblut einen höheren Zuckergehalt besitzen als das Pfortaderblut.

Bedeutung der Glycogenbildung. — Aus den angeführten Thatsachen lässt sich nun eine plausible Theorie über den Zweck der Glycogenbildung in der Leber aufstellen. Setzen wir den Fall, dass die Nahrung reich an Kohlehydraten ist, so wird in der Zeit der Resorption viel Zucker durch die Pfortader aufgenommen. Würde diese Zuckermenge sofort dem allgemeinen Blutstrom mitgetheilt werden, so würde der Zuckergehalt des arteriellen Blutes weit über das Normalmaass hinaussteigen, ohne dass er in der kurzen Zeit in den Geweben verbrannt werden könnte. In Folge dessen würde eine schnelle und beträchtliche Zuckerausscheidung durch die Nieren eintreten; denn wenn der Zuckergehalt des arteriellen Blutes über 0,3 % steigt, so findet ein Verlust desselben durch den Harn statt, ein pathologischer Zustand, der mit dem Namen Diabetes mellitus bezeichnet wird. Dieser Nachtheil wird aber unter normalen Verhältnissen vermieden, indem die Leber den Zucker des Pfortaderblutes als Glycogen festhält. Es ist von Hermann und Luchsinger darauf hingewiesen worden, dass das Glycogen zum Unterschiede vom Zucker zu den colloiden Stoffen gehört und daher dem Organismus nicht so leicht wie der Zucker durch Abscheidung verloren gehen kann. Die Leber hat demnach die wichtige Aufgabe, den Zuckergehalt des Blutes zu reguliren. Sie verhütet nicht nur die Ueberschwemmung des Blutes mit Zucker während der Resorption desselben, sondern sie versorgt das Blut auch im nüchternen Zustande mit der erforderlichen Zuckermenge, indem sie nahezu constante Mengen von Glycogen an dasselbe abgiebt, welche sich in Zucker umsetzen.

Diese Anschauung wird auch durch Versuche von Naunyn unterstützt, in welchen Zuckerlösungen in eine Mesenterialvene eingespritzt wurden. Es traten hierauf keine Ausscheidungen von Zucker durch den Harn ein, weil der Zucker beim Passiren durch die Leber als Glycogen abgelagert wurde, während dieselbe Zuckermenge in derselben Zeit, in den allgemeinen Kreislauf gebracht, zum grossen Theil durch die Nieren verloren geht. Auch wenn abnorm grosse Zuckermengen in den Darm gebracht werden, kann ein merklicher Theil im Harn erscheinen.

Die Leber erfüllt ferner die Aufgabe, Kohlehydrate zu erzeugen, wenn dem Organismus dieselben nicht mit der Nahrung in genügender Menge zugeführt werden. Dies ist, wie es scheint, bei reinen Fleischfressern beständig der Fall. Der Organismus bedarf zur Unterhaltung des Stoffwechsels in den Geweben einer gewissen Zuckermenge, und wenn diese nicht durch die Kohlehydrate der Nahrung gedeckt wird, so müssen andere Nahrungsstoffe, Eiweisskörper

und Fette, dazu dienen, um sie herzustellen. Diese Darstellung übernimmt aber die Leber, die auch bei Fleischfressern stets glycogenreich ist. Der Zuckergehalt des Blutes wird auf diese Weise immer constant erhalten. Ja, selbst im Hungerzustande bleibt nach Beobachtungen v. Mering's der Zuckergehalt des Blutes constant, wenn schon das Glycogen in der Leber fast geschwunden ist. Das erklärt sich wohl daraus, dass auch unter diesen Umständen die Leber fortfährt, aus anderen Stoffen der Gewebe und des Blutes Glycogen zu bilden, um dieses sehr schnell als Zucker an das Blut abzugeben, so dass der Glycogengehalt derselben immer ein sehr niederer sein muss. Nach neueren Versuchen scheint die Leber auch nach längerem Hungern nicht absolut glycogenfrei zu werden.

Das Muskelglycogen. — Das Glycogen wird hauptsächlich in den Muskeln bei der Thätigkeit verzehrt, indess ist es sehr wahrscheinlich, dass sich dasselbe vorher in Zucker umwandelt. Ruhende Muskeln sind glycogenreicher als thätige, und nach starkem anhaltendem Tetanus verschwindet das Glycogen in den Muskeln. Es steht nun der Glycogenverbrauch in den Muskeln offenbar in einer nahen Beziehung zur Glycogenbildung in der Leber; denn nach starkem anhaltendem Tetanus der Muskeln, wie bei Strychninvergiftung, nimmt der Glycogengehalt der Leber schnell ab und schwindet beinahe (Külz).

Diese wichtige Thatsache führt zu der Ueberzeugung, dass die Leber vornehmlich den Muskeln die erforderliche Glycogenmenge liefert, dass das Muskelglycogen also aus der Leber stammt. Es gelangt nicht als solches dorthin, sondern muss zum Zwecke des Transports durch die Blutbahn in Zucker verwandelt werden. Die Muskeln aber haben die Fähigkeit, wenn auch in geringerem Maasse als die Leber, Zucker als Glycogen fest zu halten, um es bei der Thätigkeit zu verzehren.

Nach einigen Untersuchern soll das Muskelglycogen im Hungerzustande nicht so schnell verschwinden wie das Leberglycogen. Es ist dies aber kein Beweis gegen die Annahme, dass das Muskelglycogen doch schliesslich aus dem der Leber stammt, wenn die Leber auch im Hunger fortfährt, Glycogen und Zucker zu bilden, ohne das erstere anhäufen zu können. Spritzt man Zuckerlösungen in den allgemeinen Kreislauf, so können die Muskeln freilich nicht viel davon als Glycogen aufspeichern; diese Eigenschaft kommt nur der Leber zu.

Ebenso wie anhaltende Muskelarbeit bringt auch die Kälte das Glycogen in der Leber zum Verschwinden. Es wird durch den erhöhten Stoffwechsel schneller verzehrt (Külz).

Die Umwandlungen des Glycogens in Zucker und umgekehrt innerhalb des Organismus findet ihr Analogon in den Wanderungen des Amylums im Pflanzenkörper. Das in den Samen abgelagerte Amylum wird beim Keimen in Zucker verwandelt, um zum Wachsthum der Cotyledonen verwendet zu werden. Das in den Blättern erzeugte Amylum gelangt als Zucker in den Saftstrom, um wieder als Amylum in den Früchten oder Knollen abgelagert zu werden.

Eine von dem bisher Mitgetheilten gänzlich abweichende Ansicht über die Zuckerbildung in der Leber wird von Seegen vertreten. Er giebt an, dass der Leberzucker nicht aus dem Glycogen entstehe, son-

dern aus Peptonen, und dass die frische Leber, mit Peptonlösungen behandelt, Zucker erzeuge, ohne dass die Glycogenmenge sich vermindere. Diese Behauptungen sind als widerlegt zu betrachten. Böhm und Hofmann haben nachgewiesen, dass der Leberzucker nur aus dem Glycogen entsteht. Nach Dastre soll die Zuckerbildung aus Lebersubstanz und Peptonlösungen durch Mikroorganismen zu Stande kommen.

Der Diabetes mellitus durch Zuckerstich. — Die Ausscheidung von Zucker im Harn beim Diabetes mellitus hat zu der Vermuthung geführt, dass diese Krankheit mit der Funktion der Leber und ihrer Glycogenbildung im Zusammenhang stehe. In allen Fällen von Diabetes beruht die Ausscheidung des Zuckers auf einem abnorm hohen Zuckergehalt des Blutes. Claude Bernard hat nun die wichtige Entdeckung gemacht, dass man diesen Zustand experimentell durch den Zuckerstich, die Piqûre, hervorrufen kann, indem man eine bestimmte Gegend auf dem Boden des 4. Ventrikels im verlängerten Marke verletzt. Diese Stelle liegt in der Mittellinie zwischen den Ursprüngen des N. acusticus und N. vagus. Man hat diese Parthie das Diabetescentrum genannt.

Bernard hat zu diesem Zwecke ein Instrument angegeben, mit welchem man bei Kaninchen durch das Hinterhauptsbein, das Kleinhirn zu der bezeichneten Stelle gelangen kann, ohne beträchtliche Nebenverletzungen zu machen. Damit keine Convulsionen und Zwangsbewegungen (s. 11. Cap. B. 2.) eintreten, muss man genau die Mittellinie einhalten. Die Zuckerausscheidung beginnt schon nach 1 Stunde und hält 24 Stunden an; haben keine merklichen Nebenverletzungen stattgefunden, so erholen sich die Thiere vollständig.

Es lässt sich nachweisen, dass der Zuckerstichdiabetes von der Leber ausgeht. Hat man bei Fröschen die Leber exstirpirt (Schiff, Kühne), so hat der Zuckerstich keinen Diabetes mehr zur Folge. Diese Operation kann man bei Säugethieren nicht ausführen; wenn man aber durch Hunger die Leber nahezu glycogenfrei gemacht hat, so wirkt der Zuckerstich ebenfalls nicht mehr (Bernard). Es soll ferner durch chronische Arsenvergiftung die Leber glycogenfrei werden und der Zuckerstich in diesem Zustande unwirksam sein (Saikowsky).

Der beim Zuckerstichdiabetes ausgeschiedene Zucker stammt aus dem Glycogen der Leber, denn diese ist unmittelbar darauf fast glycogenfrei (Seelig, Luchsinger). Durch irgend eine Ursache wird demnach das Glycogen der Leber schnell als Zucker in den Blutstrom gebracht. Es findet dabei keine vermehrte Bildung von Glycogen in der Leber statt, sondern das vorhandene Glycogen wird schneller als gewöhnlich in Zucker verwandelt. Die Ausscheidung desselben ist eine directe Folge seiner Anhäufung im Blute; die Nieren spielen bei dem Vorgange nur eine secretorische Rolle.

Um nun den Einfluss des verlängerten Markes auf diese Leberfunktion zu erklären, hat man an die Einwirkung vasomotorischer Nerven auf die Blutcirculation in der Leber gedacht. In der That hat man bemerkt, dass Störungen im Leberkreislauf vorübergehend Zucker im Harn erscheinen lassen, sowohl Verlangsamung des Blutstroms als auch Beschleunigung durch Druckerhöhung (Schiff). Man hat diese

Nervenbahnen zu verfolgen gesucht und gefunden, dass sie wahrscheinlich durch das erste Brustganglion in den Grenzstrang des Sympathicus eintreten (Cyon, Eckhard), weil Herausnahme desselben ebenfalls Diabetes erzeugt. Durchschneidung der Nervi splanchnici hat aber keinen Diabetes zur Folge; es wird ferner angegeben, dass nach dieser Operation der Zuckerstich unwirksam sei, was schwer zu deuten sein würde.

Man muss nun bedenken, dass eine Aenderung der Blutcirculation in der Leber an sich noch nicht eine schnellere Umwandlung des Glycogens in Zucker veranlassen würde, sondern dass diese schliesslich nur durch eine intensivere Fermentwirkung zu Stande kommen könnte. Darum ist von Pavy die Ansicht vertreten worden, dass beim Diabetes eine abnorme Fermententwicklung in der Leber stattfinde. Er meinte ferner, dass im normalen Zustande überhaupt kein Ferment in der Leber entstehe, sondern dass sie das Glycogen als solches in kleinen Mengen an den Blutstrom abgebe. Die Fermentbildung in der Leber ist nach Pavy nur ein postmortaler Process, und es ist daher denkbar, dass dieser auch eintritt, wenn die Ernährung der Leberzellen durch Störungen der Blutcirculation irgendwie beeinträchtigt ist. Da man nun aber im Blute keine Glycogen wohl aber immer Zucker vorfindet, so ist die Pavy'sche Ansicht in dieser Form nicht haltbar, abgesehen davon, dass das Glycogen sehr schwer in das Blut diffundiren würde. Aber man kann sich wohl vorstellen, dass die langsame und schwache Fermentbildung, die im normalen Zustande stattfindet, in Folge des Zuckerstiches eine schnelle und reichliche wird. Es ist ferner die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass es sich hierbei gar nicht um vasomotorische, sondern um sog. trophische Nervenfasern handelt, wie sie von Heidenhain in den Speicheldrüsen nachgewiesen sind. Der ganze Ablauf des Zuckerstichdiabetes macht auch mehr den Eindruck einer vorübergehenden Erregung gewisser Nervenbahnen als den einer Lähmung derselben; denn wie sollte es sonst zu deuten sein, dass die Funktionen sich in 24 Stunden wieder herstellen?

Es ist von Bernard bereits beobachtet worden, dass in einigen Fällen auch nur eine vermehrte Harnausscheidung, eine „Polyurie" eintrat, ohne Zucker im Harne, und zwar wenn der Stich oberhalb der Acusticuswurzeln hingerathen war. Dagegen soll ein Stich unterhalb der Vaguswurzeln eine Zuckerausscheidung ohne vermehrte Harnabsonderung zur Folge haben, einen „Diabetes insipidus". In den meisten Fällen des Zuckerstichdiabetes wie auch des pathologischen Diabetes ist zugleich die Harnmenge beträchtlich vermehrt. Man hat dies daraus zu erklären gesucht, dass der Zucker als leicht diffusible Substanz Wasser mit sich reisse. In der That wird durch Zuckereinspritzung in das Blut die Harnabsonderung beschleunigt, aber ausserdem scheint dabei noch eine directe Einwirkung der Nervencentren auf die Secretion des Wassers, vielleicht auf vasomotorischem Wege, zu erfolgen (s. 6. Cap. 1. a).

Der Diabetes mellitus durch Gifte und andere Ursachen. — Es wird ferner Diabetes oder, besser gesagt, Zuckerausscheidung im Harn, „Melliturie", durch gewisse Gifte herbeigeführt. Dazu gehört vor Allem das Curare. Der Curarediabetes ist ebenfalls von Bernard entdeckt und von Winogradoff genauer untersucht worden. Er con-

statirte, dass entleberte Frösche auch durch Curare nicht mehr diabetisch werden, dass demnach der ausgeschiedene Zucker auch in diesem Falle aus dem Leberglycogen stamme. Indessen ist hierbei die Umsetzung des Glycogens in Zucker nicht beschleunigt, ebenso wenig die Glycogenbildung in der Leber vermehrt, denn man findet nach der Curarevergiftung den Glycogengehalt der Leber nicht verändert. Im Blute aber häuft sich der Zucker an, und dies kann nur darin seinen Grund haben, dass er im Stoffwechsel nicht in genügendem Maasse verwerthet wird. Da nun durch Curare die Muskeln ganz ausser Thätigkeit gesetzt werden, so liegt die Vermuthung nahe, dass die Verminderung des Muskelstoffwechsels die Ursache der Erscheinung ist. Wenn bei den gelähmten Thieren die Athmung künstlich unterhalten wird, so kann ein Mangel an O zur Verbrennung des Zuckers nicht vorhanden sein. Trotzdem sinkt die Körpertemperatur beträchtlich und die Menge der erzeugten CO_2 und des verbrauchten O ebenfalls (Zuntz). Man hat den Curarediabetes daher als einen Muskeldiabetes gedeutet.

Andere Gifte erzeugen ebenfalls Melliturie. Man beobachtet sie vorübergehend bei der Vergiftung mit Morphium, Chloroform, CO. Doch ist dies vielleicht nur eine Folge von Kreislaufsstörungen in der Leber. Eine sehr starke Melliturie entsteht aber nach v. Mering durch Phloridzin, ein Glycosid, welches in den Blättern von Kirsch- und Pflaumenbäumen enthalten ist. Es giebt bei seiner Spaltung selbst Zucker und Phloretin, aber die ausgeschiedene Zuckermenge ist so gross, dass sie aus den Körperbestandtheilen stammen muss. Auch beim hungernden Thiere ist die Zuckerausscheidung eine sehr grosse, so dass der Zucker nicht aus dem Leberglycogen entstehen kann, sondern aus dem Eiweisszerfall hervorgehen muss. Andere Glycoside wie Saligenin u. s. w. haben diese Wirkungen nicht.

Endlich ist zu dem experimentellen Diabetes noch der schon oben erwähnte (s. S. 205) Diabetes nach Pancreasexstirpation zu rechnen. Nach den Versuchen von v. Mering und Minkowski werden nach dieser Operation an Hunden grosse Mengen Zucker ausgeschieden. Dieser Diabetes beruht nicht darauf, dass die Pancreasverdauung fortfällt, da er bei Anlegung einer Pancreasfistel nicht eintritt. Er bleibt aus, wenn auch nur kleine Stücke Pancreas zurückbleiben; beim hungernden Thiere dauert er bis zum Tode fort. Die Thiere gehen unter Entkräftung in einer Woche zu Grunde. Eine befriedigende Erklärung für diese Form des Diabetes ist bis jetzt nicht gegeben. Die Annahme, dass das Pancreas einen Stoff liefere, welcher zur Spaltung des Zuckers im Stoffwechsel nothwendig sei, ist sehr hypothetisch.

Der pathologische Diabetes scheint ebenso wie der experimentelle verschiedene Ursachen zu haben. Da man sehr häufig Erkrankungen des Gehirnes vorfindet, so beruhen vielleicht manche Formen auf Affectionen des sog. Diabetescentrums. Man hat ferner Erkrankungen des Pancreas beim Diabetes beobachtet, und ist daher zu den eben angeführten physiologischen Experimenten veranlasst worden.

Man unterscheidet zwei Formen des pathologischen Diabetes. Bei der leichteren Form wird die Zuckerausscheidung durch Entziehung von Kohlehydraten in der Nahrung sehr herabgesetzt. Man könnte daher annehmen, dass in solchen Fällen die Leber die Kohlehydrate nicht in genügendem Maasse als Glycogen festhält, oder dass sie dieses zu

schnell wieder in Zucker umsetzt. Bei der schwereren Form dauert die Zuckerausscheidung auch bei ausschliesslicher Ernährung mit eiweiss- und fettreicher Nahrung fort. In letzterem Falle wird das aus den Eiweissen sich bildende Glycogen entweder zu schnell in Zucker umgesetzt, oder der sich bildende Zucker wird im Stoffwechsel nicht verbrannt. Wir hätten es alsdann mit einem Muskeldiabetes zu thun. Bei den schwereren Formen kommt es oft zur Bildung von Aceton, Acetessigsäure und Oxybuttersäure, welche, wie es scheint, die Ursache des Coma diabeticum sind, an welchem viele Diabetiker zu Grunde gehen. Diese Producte bilden sich, wie man annimmt, aus einem abnormen Zerfall der Eiweisskörper, sie treten auch bei dem Pancreas- und Phloridzindiabetes auf.

Sechstes Capitel.

Die Excretion.

Unter Excretion im Allgemeinen muss man die Ausscheidung aller durch den Stoffwechsel entstehenden Endproducte verstehen. Es gehört hierzu auch die Abgabe der Gase durch die Athmung. Doch im Speciellen bezeichnet man nur die Abscheidung von Flüssigkeiten nach Aussen mit dem Namen Excretion und diese selbst als Excrete. Die Excrete werden im Körper nicht mehr verwendet; ihre Retention ist dem Organismus schädlich. Im Gegensatze hierzu haben die Secrete eine bestimmte Funktion zu verrichten und werden wiederum durch Resorption dem Blute zugeführt.

Zu den Excreten rechnet man: 1. den Harn, 2. die Secrete der Haut, den Schweiss, den Hauttalg, 3. die Thränenflüssigkeit, 4. die Milch, 5. die Geschlechtsproducte.

Eine scharfe Abgrenzung zwischen Secreten und Excreten ist nicht herzustellen. Der Harn ist als ein vollkommenes Excret zu betrachten, ebenso der Schweiss. Sie enthalten beide Endproducte des Stoffwechsels. Der Hauttalg hingegen hat die Aufgabe, Haut und Haare einzufetten, die Thränenflüssigkeit befeuchtet die Conjunctiva des Auges.

Die Geschlechtsproducte und die Milch werden zwar nach Aussen abgeschieden, aber sie dienen zur Bildung und Ernährung eines jungen Individuums.

In Bezug auf den Ablauf des Stoffwechselprocesses kommen nur Harn und Schweiss in Betracht, da nur diese Endproducte desselben nach Aussen abgeben. Die übrigen Excretionen verursachen nur geringe oder gelegentliche Substanzverluste des Körpers, zu welchen auch die Abschuppung der Haut, Abstossung der Epidermoidalgebilde, wie Haare, Nägel und der Auswurf von Schleim u. s. w. zu rechnen sind.

Der Vorgang der Excretion ist daher als eine Secretion aufzufassen und unterliegt denselben Gesetzen wie diese. Die hierzu bestimmten Organe sind Drüsen, welche sich in ihrer Beschaffenheit und Funktion den übrigen Drüsen eng anschliessen. Die Processe, welche hierbei eine Rolle spielen, sind daher ebenfalls Diffusionen und chemische Umsetzungen. Dieselben werden auch hier oft von Wachsthumsprocessen begleitet, die man an den Secretionszellen wahrnimmt.

1. Der Harn.

Der Harn des Menschen ist eine klare, gelbe Flüssigkeit von meist saurer Reaktion, deren specifisches Gewicht gewöhnlich zwischen 1015—1020 (Wasser = 1000) schwankt, und etwa 4 % an gelösten Bestandtheilen enthält. Dieselben sind: 1. Harnstoff, 2. Harnsäure (Kreatinin, Xanthin), 3. Hippursäure, 4. indigobildende Substanz (Indican), 5. Phenolverbindungen, 6. Farbstoffe, 7. Salze, 8. Gase.

Bestandtheile. — Der wichtigste Körper im Harn des Menschen und der Säugethiere ist der Harnstoff. Derselbe ist das Biamid der Kohlensäure gleich $CO \cdot (NH_2)_2$. Man erhält ihn aus dem Harn durch Eindampfen desselben und Extrahiren mit Alkohol in farblosen prismatischen Krystallen. Er ist von Wöhler aus dem cyansauren Ammoniak, $CNO \cdot NH_4$, künstlich dargestellt worden. Der Harnstoff ist in Wasser und Alkohol gut löslich, von neutraler Reaktion und bittersalzigem Geschmack. Er schmilzt bei 120°, und zersetzt sich bei 140° in Cyanverbindungen und NH_3; es entsteht dabei das Biuret ($NH_2 \cdot CO \cdot CO \cdot NH_2$). Mit Alkalien gekocht verwandelt er sich unter Aufnahme von Wasser in kohlensaures Ammoniak:

$$CO \cdot (NH_2)_2 + 2\,H_2O = CO_3(NH_4)_2.$$

Der Harnstoff verbindet sich mit Säuren zu krystallisirbaren Salzen, unter denen der salpetersaure und oxalsaure Harnstoff durch ihre Krystallform zur Erkennung desselben dient.

Mit salpetersaurem Quecksilber giebt er einen unlöslichen Niederschlag. Man benutzt diese Fällung bei der Liebig'schen Titrirmethode, um die Harnstoffmenge zu bestimmen. Nachdem im Harn das Chlor und die Phosphorsäure entfernt sind, wird von einer titrirten Quecksilberlösung so viel hinzugesetzt, bis aller Harnstoff ausgefällt ist. Man erkennt in der Harnflüssigkeit einen kleinen Ueberschuss an Quecksilbersalz, wenn ein Tropfen derselben in Sodalösung einen gelben Niederschlag giebt.

Die Harnsäure, $C_5H_4N_4O_3$, kommt in Harn gebunden in Salzen, hauptsächlich im harnsauren Natron vor. Die freie Harnsäure ist in Wasser unlöslich. Sie scheidet sich aus dem Harn in Krystallen ab, die durch Harnfarbstoff braungelb gefärbt sind, wenn man zum Harn viel Salzsäure zusetzt und ihn in der Kälte stehen lässt. Dieselben besitzen eine charakteristische Wetzsteinform. Im gereinigten Zustande bildet die Harnsäure farblose rechteckige Täfelchen. Man unterscheidet neutrale und saure harnsaure Salze, von denen die ersteren in Wasser leicht, die letzteren schwer löslich sind. In concentrirtem, stärker saurem Harn scheidet sich oft ein rothes Sediment aus gefärbten sauren harnsauren Salzen ab, das sog. „Ziegelmehlsediment", welches man daran erkennt, dass es sich beim Erwärmen auflöst. Aus dem Fieberharn scheidet es sich häufig aus. Der feste Harn der Vögel und der Reptilien besteht fast nur aus harnsauren Salzen; die Harnsäure vertritt in diesem die Stelle des Harnstoffs.

Zur Erkennung der Harnsäure dient die Murexidprobe. Die trockene Masse wird mit Salpetersäure auf einer Platinschale erhitzt, und zu dem trockenen gelben Rückstand Ammoniak zugesetzt, wodurch

eine schöne purpurrothe Färbung entsteht. Es bildet sich purpursaures Ammoniak (Murexid) $C_8H_4NH_4 \cdot N_5O_6$.

Das Allantoin, $C_6H_4NO_3$, kommt beim Fötus in der Allantoisblase vor und wird im Harn junger Kälber gefunden. Bei der Oxydation der Harnsäure mit Bleisuperoxyd bilden sich CO_2, Oxalsäure, Harnstoff und Allantoin.

In kleinen Mengen kommen ferner im Harn vor die N-haltigen Körper Kreatinin und Xanthin, welche im Muskelgewebe enthalten sind.

Die Hippursäure kommt im menschlichen Harn für gewöhnlich nur in kleinen Mengen vor, in grösseren Mengen im Harn der Pferde und Rinder. Sie ist als Glycocoll-Benzoësäure

$$= CH_2NH \cdot (C_6H_5 \cdot CO) \cdot CO \cdot OH$$

zu betrachten. Wird Benzoësäure genossen, so wird sie in der Hippursäure des Harns abgeschieden, wie von Wöhler entdeckt worden ist.

Das Phenol kommt im Harn hauptsächlich in der Phenolätherschwefelsäure ($C_6H_5 \cdot SO_4H$) vor, ist im menschlichen Harn aber nur in sehr geringen Mengen enthalten.

Im Harn findet sich eine indigobildende Substanz, welche man früher für Indican gehalten hat. Dieses Glycosid, welches in der Pflanze Isatis tinctoria enthalten ist, zerlegt sich durch Säuren in Zucker und Indigo. Im Harn findet sich dagegen Indoxylschwefelsäure ($C_8H_7N \cdot SO_4$) (Baumann). Uebergiesst man Harn mit viel Salzsäure, so scheiden sich an der Oberfläche der Flüssigkeit kleine blaue Krystallblättchen von Indigo ab. Indigblau hat die Zusammensetzung: $\left.\begin{matrix} C_6H_4 \cdot C_2HN \\ C_6H_4 \cdot C_2HN \end{matrix}\right\} O_2$. Im Körper scheint die indigobildende Substanz aus dem Indol ($C_6H_4 \cdot C_2H_3N$) zu entstehen, welches sich bei der Fäulniss im Darm bildet. Bringt man Indol ins Blut, so vermehrt sich der Indigo im Harn (Jaffé).

Aus dem Harn ist ein Farbstoff, das Urobilin, von Jaffé dargestellt worden. Dieses zeigt im Absorptionsspektrum Streifen zwischen den Linien E und F. v. Maly hat diesen Körper aus dem Bilirubin durch nascirenden Wasserstoff erhalten und daher Hydrobilirubin genannt. Man nimmt an, dass er sich durch Reduction aus dem resorbirten Gallenfarbstoff erzeugt.

Die Salze des Harns enthalten Na, K, Ca, Mg und Spuren von Fe. Die Säuren derselben sind Salzsäure, Phosphorsäure, Schwefelsäure, Oxalsäure und Kohlensäure. Oxalsaurer Kalk scheidet sich bisweilen in kleinen Octaëdern (Briefcouvertform) ab.

Die wichtigsten Salze des Harnes sind die Chloride, vor Allem das Chlornatrium, die phosphorsauren Alkalien und Erden, und zwar meist die sauren Salze derselben, und die kohlensauren Alkalien. Ammoniaksalze sind im frischen normalen Harn nur in sehr geringer Menge vorhanden.

Reaktion. — Der Harn der Fleischfresser reagirt immer sauer, der Harn der Pflanzenfresser dagegen, wenn die Nahrung nicht sehr eiweisshaltig ist, meist alkalisch. Beim Menschen ist der Harn bei gewöhnlicher Ernährung sauer, kann aber bei vorwiegend vegetabilischer Nahrung auch neutral und alkalisch werden. Die saure Reaktion des frischen Harnes wird nicht durch eine freie Säure, sondern durch die Gegenwart der sauren phosphorsauren Salze bewirkt. Im

alkalischen Harn sind basisch phosphorsaure Salze enthalten; beim Erhitzen desselben fällt unter Entweichen von CO_2 oft dreibasisch phosphorsaurer Kalk (Tripelphosphat) aus. Dieser Niederschlag löst sich zum Unterschiede von Eiweiss in Salpetersäure auf.

Menge der Bestandtheile. — Unter den festen Bestandtheilen des Harns nimmt der Harnstoff etwa 2—2,5 % ein, die Harnsäure 0,03—0,05 %, das Chlornatrium 1 %, die Phosphorsäure 0,2 %. Zur Bestimmung der Mittelwerthe muss man den innerhalb 24 Stunden ausgeschiedenen Harn mischen, da die Concentration grossen Schwankungen unterliegt.

Von den Gasen findet sich hauptsächlich CO_2 zu etwa 14 Volumprocenten vor, welche zum Theil absorbirt, zum Theil locker chemisch gebunden ist. Die CO_2-Spannung des Harns ist grösser als die des venösen Blutes. N und O sind nur in kleinen Mengen im Harn absorbirt.

Dem Harn ist immer etwas Schleim aus der Blase und den Harnwegen beigemengt, ebenso spärliche Epithelzellen. Abnorme Bestandtheile sind Eiweiss, Zucker, Gallenfarbstoffe u. s. w., die man an ihren Reaktionen erkennt. Zufällige Bestandtheile treten in demselben nach Einnahme von Medicamenten oder gewissen Nahrungsmitteln auf. Es findet eine schnelle Ausscheidung vieler Substanzen, z. B. des Jodkaliums, durch den Harn statt. Manche Farbstoffe, wie der des Rhabarbers und das indigschwefelsaure Natron, werden durch den Harn abgeschieden. Nach Einnahme des Terpentinöls tritt ein nach Veilchen riechender, nach Genuss von Spargeln ein eigenthümlich riechender Körper im Harn auf.

Zersetzungen des Harnes. — An der Luft erleidet der entleerte Harn gewisse Veränderungen. Man hat zuweilen erst eine Zunahme der Acidität beobachtet und diesen Vorgang die saure Gährung genannt. Doch soll nach Röhmann diese saure Gährung nur ausnahmsweise eintreten, wenn kleine Mengen von Alkohol oder Zucker im Harn vorhanden sind. Sehr oft bilden sich im stehenden Harn Sedimente von sauren harnsauren Salzen, aus denen sich Harnsäurekrystalle abscheiden. Nach einigen Tagen tritt die alkalische Harngährung auf, welche nach den Untersuchungen von Pasteur durch Mikroorganismen bewirkt wird; sie bleibt im sterilisirten Harne unter hinreichendem Abschluss aus. Es verwandelt sich dabei der Harnstoff in kohlensaures Ammoniak, der Harn nimmt einen starken Ammoniakgeruch an, und es entwickeln sich darin zahlreiche Bakterien. In dem Sediment bilden sich grosse, prismatische Krystalle (Sargdeckelformen) von phosphorsaurer Ammoniakmagnesia, Ablagerungen von phosphorsauren Erden und harnsaurem Ammoniak.

a) Die Absonderung des Harnes.

Bau der Nieren. — Der Harn wird in den secretorischen Apparaten der Niere gebildet, welche aus den Malpighi'schen Körperchen und den Harncanälchen zusammengesetzt sind.

Die in der Marksubstanz der Niere sich verästelnden geraden Harncanälchen treten in die Rindensubstanz ein. Aus den kleinsten geraden Harncanälchen, den Sammelröhren, entspringen seitlich die

gewundenen Harncanälchen. Diese bestehen aus einem gewundenen Canalstück, welches in die engere U-förmige Henle'sche Schleife übergeht, die nach der Marksubstanz hin gerichtet ist und aus einem zweiten gewundenen Canalstück, welches in die Kapsel des Malpighischen Körperchens eintritt (s. Fig. 61). In der Kapsel liegt der

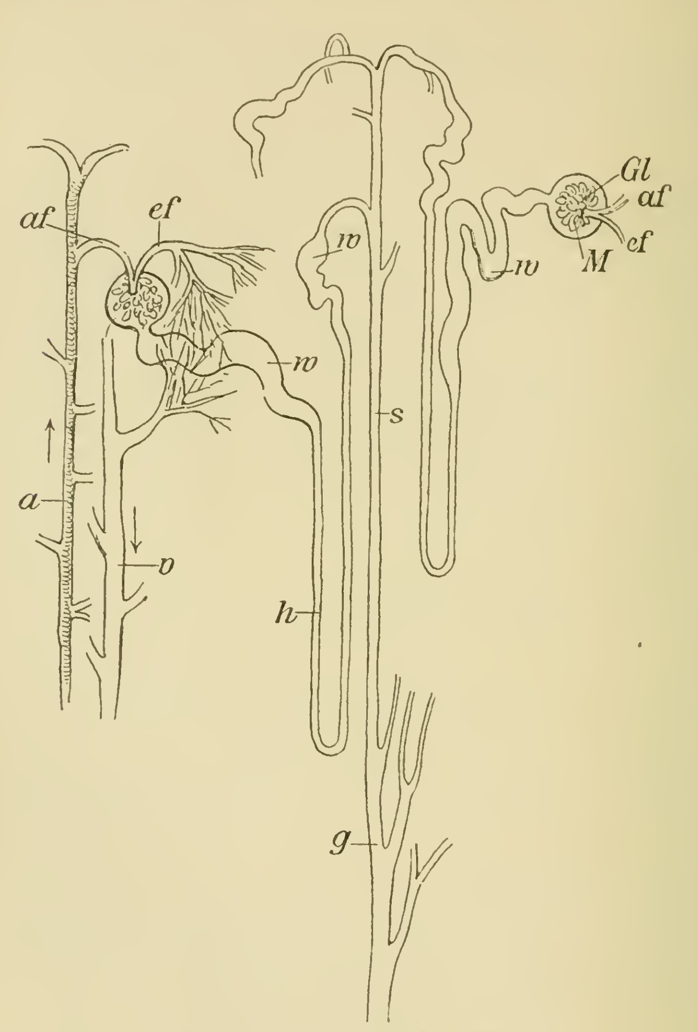


Fig. 61. Harncanälchen und Blutgefässe der Nierenrinde: *g* gerade Harncanälchen, *s* Sammelrohr, *h* Henle'sche Schleife, *w* gewundene Harncanälchen, *M* Malpighi'sches Körperchen, *Gl* Glomerulus, *a* Arterie, *v* Vene, *af* Vas afferens, *ef* Vas efferens.

Glomerulus, welcher aus einem Knäuel kleiner capillarartiger Blutgefässe besteht. Dem Harncanälchen gegenüber tritt eine kleine Arterie als Vas afferens ein und löst sich in die Gefässe des Glomerulus auf. Neben demselben tritt das Vas efferens heraus, welches aber nicht den Charakter einer Vene besitzt, sondern sich in Capillaren auflöst, welche die Wandungen der benachbarten gewundenen Harncanälchen umspinnen.

Das Blut, welches den Harn abscheidet, durchströmt demnach ein doppeltes Capillarsystem. Die Gefässe des Vas afferens verzweigen sich an der Aussenseite des Glomerulus, das Vas efferens entspringt aus der Mitte desselben und ist enger als das Vas afferens.

Die Kapsel des Malpighi'schen Körperchens ist mit platten Epithelzellen ausgekleidet, welche sich auf die Oberfläche des Glomerulus fortsetzen. Die gewundenen Harncanälchen besitzen grosse cubische bis kegelförmige, mit grossem runden Kerne versehene Epithelzellen, welche senkrecht zur Wandung eine Streifung zeigen und leicht in feine Stäbchen zerfallen (Stäbchenepithel). Das Epithel der Henle'schen Schleifen besteht aus platten, spindelförmigen, hellen Zellen. In den Sammelröhren finden sich unregelmässig cylindrisch gestaltete Epithelzellen vor, welche sich in das Epithel der grösseren geraden Harncanälchen fortsetzen.

In der Substanz des Nierengewebes finden sich neben Inosit namentlich Zersetzungsproducte der Eiweisskörper, Leucin, Xanthin, Hyperxanthin, Kreatin, Taurin und als besonderer Körper das Cystin ($C_3H_7NSO_2$) vor. Letzteres kommt zuweilen im Harn vor und bildet Harnsteine.

Mechanik der Absonderung. — Um über den Vorgang der Harnbereitung etwas zu ermitteln, muss zunächst festgestellt werden, ob die wesentlichen Bestandtheile des Harns in dem Blute präformirt der Niere zugeführt werden oder erst daselbst entstehen. Schon die älteren Versuche hierüber von Prevost und Dumas hatten ergeben, dass nach Exstirpation beider Nieren bei Säugethieren sich der Harnstoff, der immer in kleinen Mengen im Blute vorhanden ist, in demselben merklich anhäuft. Dieses Resultat ist nach manchem Widerspruch schliesslich von Meissner, Voit und Gréhant bestätigt und sicher festgestellt worden. Es ist daher anzunehmen, dass das Blut der Niere den Harnstoff, der zur Ausscheidung gelangt, zuführt.

Nach der Exstirpation beider Nieren tritt der Zustand der Urämie ein, an welchem die Thiere in wenigen Tagen unter Coma und Krämpfen zu Grunde gehen. Derselbe wird hervorgerufen durch die Retention des Wassers und der Harnbestandtheile im Blute, namentlich des Harnstoffs. Urämie entsteht daher pathologisch, sobald durch Erkrankung der Nieren die Absonderung des Harnes erheblich gestört ist. Auch wenn die Ureteren unterbunden werden, stellt sich Urämie ein, da der abgesonderte Harn in das Blut zurückresorbirt wird. Ein kleiner Theil des Harnstoffs kann in der Urämie durch den Magen und Darm ausgeschieden werden, ebenso durch den Schweiss. Eine Niere kann vicariirend für die andre eintreten.

Auch für die Harnsäure ist es mit grosser Wahrscheinlichkeit festgestellt, dass sie wie der Harnstoff in den Geweben der Organe gebildet und der Niere präformirt zugeführt wird. Die Versuche hierüber sind namentlich an Vögeln und Schlangen ausgeführt, deren Harn aus harnsauren Salzen besteht. Zalesky beobachtete bei diesen Thieren nach Unterbindung der Ureteren eine Infiltration der Nieren mit harnsauren Salzen, welche von diesen aus sich durch die Lymphgefässe auf Eingeweide und seröse Häute ausbreitete. Nach der Exstirpation der Nieren an Schlangen fand er jedoch nur geringe Ablagerungen von harnsauren Salzen an der Operationsnarbe vor. Man

kann daraus aber nicht schliessen, dass die Harnsäure vornehmlich in den Nieren gebildet werde, denn spätere Untersucher, Meissner und Pawlinoff, haben die Harnsäure in dem Blute der Vögel und die Vermehrung derselben nach Ausschaltung der Nieren nachgewiesen. Es ist freilich anzunehmen, dass das Gewebe der Nieren, wie jedes andere, sich auch in gewissem Maasse an der Bereitung des Harnstoffs und der Harnsäure betheiligt, aber bei dem Absonderungsvorgang in derselben wird ihr mit dem Blute die zur Ausscheidung kommende Menge dieser Substanzen zugeführt. Daraus muss man folgern, dass der Gehalt des Blutes an Harnstoff, resp. Harnsäure, in der Nierenvene geringer ist als in der Nierenarterie, aber bei der Schnelligkeit des Blutstromes ist dieser Unterschied ein so kleiner, dass man ihn bisher nicht mit Sicherheit constatiren konnte.

Obgleich sonach die wichtigsten Harnbestandtheile der Niere präformirt zugeleitet werden, ist es keineswegs ausgeschlossen, dass bei der Secretion auch chemische Processe stattfinden. Dies gilt namentlich für die Bildung der Hippursäure (s. S. 252) und vielleicht auch anderer in kleinen Mengen auftretender Substanzen. Selbst die Salze bleiben bei der Secretion nicht ganz unverändert, da sich aus dem alkalischen Blute auch saure Salze im Harn abscheiden.

Die Theorie von Ludwig. — Unter der Voraussetzung, dass die wesentlichen Bestandtheile des Harnes in dem Blute präformirt sind, ist von C. Ludwig eine Theorie der Harnabsonderung aufgestellt worden, welche dieselbe auf die Vorgänge der Filtration und Osmose zurückzuführen suchte. Die Malpighi'schen Körperchen werden nach dieser Theorie als Filtrirapparate angesehen, und in der That sind sie ihrer Einrichtung nach zu einer Filtration von Flüssigkeit aus dem Blute ganz besonders geeignet. Das Blut strömt durch die Gefässe des Glomerulus unter einem höheren Drucke als durch andere Capillaren hindurch, weil es den Widerstand der aus dem Vas efferens hervorgehenden Capillaren noch zu überwinden hat, und dazu kommt noch der zur Erhöhung des Filtrationsdruckes günstige Umstand, dass das Vas efferens enger als das Vas afferens ist. Die in dem Harn enthaltenen Substanzen sind nun solche, welche nach Graham als Krystalloide zu bezeichnen sind und in ihren Lösungen leicht diffundiren und filtriren. Um aber zu erklären, dass der Harn einen viel höheren Gehalt an Harnstoff und Salzen besitzt als das Blut, machte Ludwig die Annahme, dass in den Malpighi'schen Körperchen eine verdünnte Harnflüssigkeit abgeschieden werde, und dass diese, indem sie durch die gewundenen Harncanälchen hindurchfliesst, durch Resorption von Wasser in das Blut eine Concentration erfahre. In den Capillaren der gewundenen Harncanälchen strömt nun das Blut unter viel geringerem Drucke als durch den Glomerulus; daher ist es denkbar, dass durch Osmose Wasser aus den Harncanälchen in das Blut zurücktritt, während leicht diffundirende Harnbestandtheile, Harnstoff u. s. w., in den Harn übergehen. Auf diese Weise kann der Harn an seinen Bestandtheilen eine höhere Concentration annehmen als das Blut.

Zur Stütze dieser Theorie dienten Versuche von Ludwig, Goll und M. Herrmann, welche nachwiesen, dass der Blutdruck einen grossen Einfluss auf die Schnelligkeit der Harnabsonderung ausübt. Wenn man bei Thieren das Ausfliessen des Harnes aus dem Ureter

beobachtet, so sieht man die Schnelligkeit der Absonderung steigen, sobald der arterielle Blutdruck steigt, und abnehmen, wenn derselbe sinkt. Erniedrigung des Blutdrucks durch Reizung des Herzvagus oder Entziehung einer beträchtlichen Blutmenge setzt die in einer Minute abgeschiedene Harnmenge sehr erheblich herab. Spritzt man dieselbe Blutmenge wieder ein, so beschleunigt sich wieder die Absonderung. Bei einem Blutdrucke von 40—50 mm Hg in der Aorta hört die Harnabsonderung vollständig auf. Man kann die Absonderung auch dadurch beschleunigen, dass man den Blutdruck durch Verschliessung grosser Arterien erhöht. Nach Durchschneidung des Rückenmarks in der Halsgegend hört die Harnsecretion ebenfalls auf, weil der Blutdruck in Folge der Erschlaffung aller Gefässe zu tief sinkt. Es handelt sich hierbei nicht um einen Einfluss von specifischen Secretionsnerven. Denn wenn man die Nerven der Niere aus dem N. Splanchnicus major und minor durchschneidet, so tritt im Gegentheil eine Beschleunigung der Harnsecretion ein, weil sich die Gefässe der Niere erweitern, der Druck und die Blutgeschwindigkeit in dem Glomerulus daher steigt, während der allgemeine arterielle Druck derselbe bleibt. Die Nerven der Niere enthalten also, wie es scheint, nur vasomotorische Fasern; specifisch secretorische Fasern sind darin nicht nachgewiesen (Ustimowitsch).

Ludwig und M. Herrmann maassen den maximalen Secretionsdruck in der Niere, indem sie ein Manometer in den Ureter einführten, und fanden, dass bei 40 mm Hg-Druck die Absonderung der Harnflüssigkeit aufhört und Resorption des Harns in das Blut eintritt. Der unter diesen Umständen im Ureter angestaute Harn enthielt auffallender Weise viel Kreatin und weniger Harnstoff. Für die Absonderung des Harnwassers sind daher andere als Filtrationskräfte nicht nachweisbar.

Für die Abscheidung der festen Bestandtheile des Harns reicht indessen die Annahme von Filtrations- und osmotischen Processen, wie sie an todten Membranen beobachtet werden, nicht vollständig aus. Der abgesonderte Harn unterscheidet sich von einem Filtrat oder einem osmotischen Product wesentlich dadurch, dass er das im Blute in so reichlicher Menge vorhandene Serumeiweiss unter normalen Verhältnissen nie enthält. Nun diffundirt zwar das Eiweiss wegen seines hohen endosmotischen Aequivalents sehr schwer und langsam, und in dem Filtrat einer Eiweisslösung erscheint immer viel weniger Eiweiss, als in dieser vorhanden ist, aber dieses Verhalten genügt nicht, um das vollständige Fehlen des Eiweiss im normalen Harn zu erklären.

Unter pathologischen Verhältnissen hingegen tritt Eiweiss im Harn auf, es entsteht Albuminurie. Dies ist erstens der Fall bei krankhaften Veränderungen des Nierengewebes (Bright'sche Krankheit, Nephritis), und zweitens ohne Erkrankung der Nieren bei Störungen der Blutcirculation. Es war daher sehr wichtig, zu untersuchen, von welchen Bedingungen das Auftreten von Eiweiss bei der Absonderung abhängt. Ludwig und M. Herrmann haben erstens festgestellt, dass bei abnorm gesteigertem Blutdruck Eiweiss im Harn von Thieren auftritt. Dieses Abscheiden von Eiweiss unter starkem Drucke muss man als eine Filtration auffassen. Wenn daher unter normalem Druck kein Eiweiss erscheint, so wird man annehmen müssen, dass die Beschaffenheit der lebenden Membranen der Malpighi'schen

Kapseln und Harncanälchen den Durchtritt des Eiweissmoleküls verhindert. Diese Funktion muss man insbesondere den Epithelzellen der Malpighi'schen Körperchen und Harncanälchen zuschreiben. Bei Degeneration und Abstossung dieser Epithelzellen durch pathologische Processe in den Nieren stellt sich daher Albuminurie ein. Ist der Blutdruck hingegen ein abnorm hoher, so gewähren auch die lebenden Zellen keinen Schutz gegen die Abscheidung von Eiweiss. Daher kann auch ohne Erkrankung der Nieren Albuminurie eintreten, wenn durch Circulationsstörungen bei Herz- und Lungenkrankheiten eine Stauung und Druckerhöhung in den Nierengefässen stattfindet (Stauungseiweiss, Traube).

Ludwig und M. Herrmann haben ferner gefunden, dass eine Zuklemmung der Nierenarterie die Harnsecretion sofort sistirt. Wird sie aufgehoben, so ist der abgesonderte Harn einige Zeit eiweisshaltig. Dieselbe Folge tritt auch ein, wenn die Nierenvene vorübergehend abgeklemmt wird. Es sistirt auch dann während der Abklemmung die Harnsecretion, weil kein frisches Blut den secretorischen Apparaten zufliesst, obgleich der Druck in den Nierencapillaren ein hoher sein muss. In beiden Fällen tritt offenbar, wie wir jetzt annehmen müssen, eine Nutritionsstörung der Epithelzellen ein, so dass sie nach Freigabe des Blutstroms das Eiweiss eine Zeit lang nicht zurückzuhalten vermögen.

Sehr merkwürdig ist es ferner, dass Eieralbumin in das Blut injicirt als solches durch den Harn abgeschieden wird (Stokvis). Dass die Peptone in den Harn übergehen, erscheint nicht auffallend.

Die Theorie von Bowman und Heidenhain. — Die Thätigkeit der Harnepithelien als secretorische Elemente ist ferner noch durch andere Beobachtungen festgestellt worden. Bowman und v. Wittich haben gesehen, dass in der Vogelniere die harnsauren Salze als kleine Körnchen in den Epithelzellen der gewundenen Harncanälchen auftreten und von diesen in die Canälchen abgeschieden werden, dass dagegen die Malpighi'schen Körperchen frei von harnsauren Salzen sind. Bowman stellte die Ansicht auf, dass in den Malpighi'schen Körperchen die Absonderung des Wassers, in den gewundenen Harncanälchen die Abscheidung der festen Bestandtheile des Harnes stattfinde.

In neuerer Zeit hat Heidenhain dieser Ansicht durch Versuche über Ausscheidung von Farbstoffen durch die Niere eine festere Stütze verliehen. Er injicirte den Thieren indigschwefelsaures Natron in wässeriger Lösung in das Blut, welches den Harn stark blau färbt. In der Niere findet man die gewundenen Canälchen erfüllt mit Farbstoffkryställchen und ihre Epithelzellen stark blau gefärbt. Dagegen sind die Malpighi'schen Körperchen in allen ihren Elementen ganz frei von Farbstoff. In die geraden Harncanälchen wird der abgeschiedene Farbstoff durch den Harn weiter befördert, ohne dass die Epithelien derselben, welche ungefärbt sind, sich an der Absonderung desselben betheiligen. Die Abscheidung des Farbstoffs muss also auf eine besondere Beschaffenheit der Epithelzellen der gewundenen Canälchen zurückgeführt werden. Heidenhain konnte durch weitere Versuche nachweisen, dass die Malpighi'schen Körperchen das Harnwasser liefern. Er unterdrückte die Absonderung der Harnflüssigkeit, indem er das Rückenmark hoch oben durchschnitt und injicirte den Thieren ebenfalls indigschwefelsaures Natron. Auch in diesem Falle trat eine

Ausscheidung des Farbstoffs in den gewundenen Canälchen ein, aber der Farbstoff blieb im Lumen derselben liegen und konnte nicht in die geraden Canälchen fortgespült werden, da das Harnwasser fehlte. Auch ohne Durchschneidung des Rückenmarks kann man partiell diesen Zustand in der Niere erzeugen, wenn man eine beschränkte Stelle der Nierenrinde mit Höllenstein ätzt, wodurch die der Oberfläche sehr nahe liegenden Malpighi'schen Körperchen abgetödtet werden. Injicirt man nun diesen Thieren indigschwefelsaures Natron in das Blut, so sieht man (Fig. 62 *A*), dass der zur geätzten Partie gehörige kegelförmige Abschnitt der Marksubstanz farblos ist. Nur die Region der gewundenen Canälchen in der Rinde ist gefärbt, der ausgeschiedene Farbstoff kann aber wegen des mangelnden Harnwassers nicht in die geraden Canälchen der Marksubstanz fortgeschwemmt werden. Die von ihnen gebildeten Pyramiden des Markes sind daher ungefärbt. Um die Versuche auszuführen, muss man die Thiere nach der Injection schnell tödten und die Blutgefässe der Niere mit absolutem Alkohol ausspritzen, damit der Farbstoff an der Stelle der Ausscheidung fixirt bleibt.

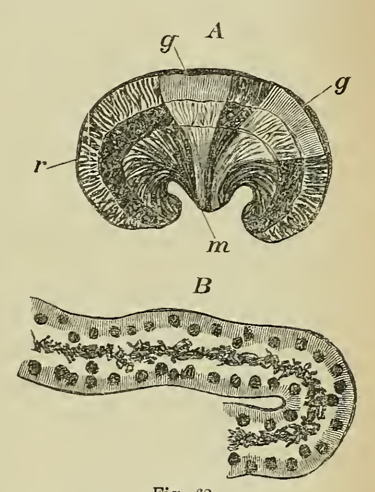


Fig. 62.
A Niere mit indigschwefelsaurem Natron injicirt, nach Heidenhain: *r* Rinde, *m* Mark, *g* geätzte Partien; *B* ein gewundenes Harncanälchen.

Dass die Wasserabscheidung vornehmlich in den Malpighi'schen Körperchen vor sich geht, erfährt eine Bestätigung durch Beobachtungen von Nussbaum an der Froschniere. In dieser versorgt die Nierenarterie ausschliesslich die Malpighi'schen Körperchen, ohne dass das Vas efferens sich nochmals in Capillaren auflöst, während die sog. Nierenpfortader, welche aus den Venen der unteren Extremitäten entsteht, die gewundenen Harncanälchen mit Capillaren versieht. Nach Unterbindung der Nierenarterie stockt nun die Harnsecretion gänzlich, doch erzeugt eine Injection von indigschwefelsaurem Natron Ausscheidung in den gewundenen Canälchen.

Wenn nun zwar hiermit dargethan ist, dass die Wasserabscheidung vornehmlich den Malpighi'schen Körperchen zufällt, und dass in den gewundenen Canälchen unabhängig von der Wasserabgabe eine Ausscheidung fester Stoffe stattfinden kann, so sprechen doch Thatsachen dafür, dass die Absonderung des Wassers und fester Harnbestandtheile nicht ganz unabhängig von einander erfolgt. Man weiss lange, dass es sog. harntreibende oder harnfähige Substanzen giebt, welche, in das Blut aufgenommen oder injicirt, eine stärkere Wasserabsonderung zur Folge haben. Dazu gehört vor Allem der Harnstoff, der Zucker und unter den Salzen das salpetersaure Kali. Heidenhain hat gefunden, dass nach der Durchschneidung des Rückenmarks diese Substanzen, ins Blut injicirt, die stockende Harnsecretion wieder anregen. Nussbaum findet, dass auch nach der Unterbindung der Nierenarterie bei Fröschen Harnstoffinjection ebenfalls die sistirte

Harnsecretion wieder hervorruft. Es kann also auch Wasser durch die gewundenen Canälchen abgesondert werden. Ferner beobachtete Nussbaum, dass Zucker, Peptone und Eieralbumin, welche leicht abgeschieden werden, ins Blut gespritzt, durch die Nierenarterie, also durch die Malpighi'schen Körperchen abgegeben werden, denn nach Unterbindung derselben regen sie die Harnsecretion nicht mehr an. Also können auch die Malpighi'schen Körperchen feste Stoffe secerniren.

Bemerkungen hierzu. — Wenn man hiernach die Resultate der bisherigen Untersuchungen über die Harnabsonderung zusammenfasst, so glaube ich, dass die Heidenhain'schen Versuche der Ludwig'schen Theorie in ihren Grundzügen nicht widersprechen, wie dies von manchen Seiten gefolgert wird. Vor Allem haben wir, wie Heidenhain selbst ausspricht, jene Ansicht (Bunge) zurückzuweisen, nach welcher die Secretionszellen durch vitale Kräfte sui generis die abgeschiedenen Stoffe gewissermaassen nach Zweckmässigkeitsgründen auswählten und die Gesetze der Diffusion gar keine Rolle spielten. Wir dürfen vielmehr annehmen, dass die Absonderung der Harnflüssigkeit in den Malpighi'schen Körperchen im Princip ein Filtrationsprocess ist, und dass, wie Ludwig es voraussetzte, hier schon eine verdünnte Harnflüssigkeit austritt mit allen leicht löslichen und diffundirenden Substanzen, vor Allem dem Harnstoff und den Salzen; denn es ist undenkbar, dass die Abscheidung sich hier nur auf Wasser, d. h. destillirtes Wasser, beschränke. Giebt man dies zu, so ist ein osmotischer Austausch zwischen der Harnflüssigkeit in den gewundenen Harncanälchen und dem wasserarmen Capillarblute derselben ausserordentlich wahrscheinlich, wobei nicht nur Wasser in das Blut zurücktritt, sondern auch der leicht diffundirende Harnstoff aus dem Blute austritt. Beide Processe werden indess modificirt durch die chemische und physikalische Beschaffenheit der Membranen und ihrer Zellen in lebendem Zustande, wodurch insbesondere der Austritt von Eiweiss verhindert wird.

Die Beobachtungen von Bowman, v. Wittich, Heidenhain ergänzen die Ludwig'sche Theorie meines Erachtens nur dahin, dass Substanzen, die sich in feinen Partikelchen ausscheiden, wie harnsaure Salze oder Farbstoffe, von den Epithelzellen der gewundenen Canälchen durch Vorgänge abgeschieden werden, die nicht zu den Diffusionen zu gehören scheinen. Welcher Art diese Vorgänge sind, wissen wir nicht, doch ist es nicht unmöglich, dass die Contraktilität des Protoplasmas wie in den Epithelzellen des Darmes bei der Fettresorption hierbei eine Rolle spielt. Hingegen liegt kein Beweis dafür vor, dass der Harnstoff in ähnlicher Weise von diesen Epithelzellen allein abgegeben werde, sondern es ist wohl denkbar, dass seine Abgabe nur auf Osmose beruhe.

Die Heidenhain'schen Versuche zeigen ferner, dass gewisse chemische Affinitäten zwischen dem Protoplasma der lebenden Epithelzellen und einzelnen Stoffen bei der Ausscheidung von Einfluss sind. Eine solche Affinität mag auch die Ursache sein, wesshalb die harnsauren Salze nur durch jene Epithelzellen hindurchtreten und nicht durch die Glomeruli. Es ist daher nicht ausgeschlossen, dass im Verlauf des Processes auch der Harnstoff durch chemische Affinität von diesen Zellen gebunden wird.

Bei allen Secretions- und auch Resorptionsprocessen ist daher die Diffusion neben dem chemischen Processe von der höchsten Bedeutung. Man hat aber immer im Auge zu behalten, dass die Diffusionsconstanten sich in Folge der chemischen Processe dabei beständig ändern. Alle Abweichungen von den Gesetzen der Diffusion im lebenden Körper würden hiernach nur als scheinbare anzusehen sein.

b) Die Menge des Harns, Bestandtheile und Bildung desselben.

Das Wasser des Harns. — Unter normalen Bedingungen scheidet der erwachsene Mensch im Mittel in 24 Stunden 1500 ccm Harn aus. Diese Menge ist hauptsächlich von der Quantität des Harnwassers abhängig und schwankt mit dieser innerhalb ziemlich weiter Grenzen auf und ab. Es ist eine bekannte Erfahrung, dass eine reichliche Aufnahme von Getränken die Harnabsonderung sehr schnell erhöht. Blut und Gewebe entledigen sich auf diese Weise möglichst schnell des überschüssigen Wassers, welches die Stoffwechselvorgänge und Leistungsfähigkeit des Organismus entschieden beeinträchtigt. Bei dem übermässig fortgesetzten Genuss von schwach alkoholischen Getränken, wie des Bieres, ist weniger der Alkohol als das Uebermaass an Wasser, welches durch Blut und Organe hindurchgeht, das Schädliche, und dazu kommt die erhöhte Inanspruchnahme des Herzens, der Gefässe und insbesondere der Nieren, welche zur Ausscheidung des Wassers erforderlich ist. Injicirt man Thieren Wasser in das Blut, so wird dadurch die Absonderung sofort vermehrt, und zwar hauptsächlich in Folge der Verdünnung des Blutes, wodurch die Filtration in den Malpighi'schen Körperchen beschleunigt wird. Wird das Wasser in die Arterien injicirt, so trägt auch die Erhöhung des arteriellen Blutdrucks zur Beschleunigung der Harnsecretion bei. Geschieht die Injection aber in die Venen, so hat dies bis zu einer gewissen Grenze eine Erhöhung des Blutdruckes nicht unmittelbar zur Folge, ebensowenig wenn grössere Wassermengen durch den Darm resorbirt werden; in letzteren Fällen wirkt wesentlich die Blutverdünnung beschleunigend auf die Harnsecretion ein. Es ist ferner bemerkt worden, dass das Trinken von destillirtem Wasser eine schnellere Ausscheidung zur Folge hat als das von gewöhnlichem salzhaltigem. Die Ausscheidung des Wassers aus dem Körper vertheilt sich in wechselnder Grösse auf die Harnabsonderung, auf die Schweisssecretion und Hautausscheidung und auf die Athmung. Ist die Abgabe des Wassers durch Haut und Lungen eine grössere, was bei höherer Temperatur der Umgebung der Fall ist, so sinkt die Harnmenge und der abgesonderte Harn ist daher concentrirter. In der Kälte dagegen nimmt die Verdunstung des Wassers durch die Haut ab und der Harn wird dadurch cet. par. wasserreicher.

Die Aufnahme von Nahrung hat einen grossen Einfluss auf die Menge des abgesonderten Harns und seiner Bestandtheile. Im Allgemeinen wächst auch mit der Aufnahme fester Nahrung die abgesonderte Harnmenge, und daher beschleunigt sich nach reichlicher Aufnahme fester und flüssiger Substanzen jedesmal die Harnsecretion. Man beobachtet hierbei, dass bei gleichbleibender Ernährung eine vermehrte Wasseraufnahme und Abscheidung auch die Menge der in 24 Stunden aus-

geschiedenen festen Stoffe etwas erhöht. Dies geschieht wohl nur in Folge einer gewissermaassen stärkeren Auswaschung von Stoffwechselproducten aus den Geweben, besonders von Harnstoff. Umgekehrt vermehrt auch bei gleichbleibender Wasserzufuhr die reichlichere Nahrungsaufnahme die Harnmenge, einerseits durch den Wassergehalt fester Nahrungsstoffe, andererseits durch das im Stoffwechsel aus der Verbrennung des H entstehende Wasser.

Man beobachtet, dass innerhalb 24 Stunden erhebliche Schwankungen in der abgesonderten Harnmenge erscheinen. Ein Minimum der Absonderung tritt während der Nacht ein und zwar in stärkerem Grade für die Wasserabscheidung als für die festen Bestandtheile, so dass der Morgenharn oft sehr concentrirt ist. In den Vormittagsstunden wächst die Absonderung langsam und erreicht dann schnell einige Stunden nach der Mittagsmahlzeit ein Maximum, um bis gegen Abend allmählig abzufallen (Kaupp). Diese Schwankungen erklären sich zur Genüge aus dem Wechsel von Ruhe und Thätigkeit, aus der Nahrungsaufnahme und vielleicht auch durch den Einfluss des Lichtes auf den Stoffwechsel.

Harnstoff. — Die Menge des in 24 Stunden vom Erwachsenen unter normalen Bedingungen ausgeschiedenen Harnstoffs beträgt 24—30 g. Auf 1 kg Körpergewicht kommt etwa 1/3—1/2 g Harnstoff in 24 Stunden.

Der Harnstoff ist ein Endproduct der Spaltung und Oxydation der Eiweisskörper und eiweissähnlicher Körper, welche mit der Nahrung zugeführt werden. Daher hängt die Menge des producirten Harnstoffs wesentlich von dem Eiweissgehalt der Nahrung ab. Bei einer eiweissreichen Kost aus Fleisch und Eiern kann die tägliche Harnstoffmenge auf 50—60 g steigen (Lehmann). Bei einer eiweissarmen Kost, welche vorzugsweise aus Kohlehydraten oder Fetten besteht, z. B. bei vegetabilischer Nahrung aus Kartoffeln, Gemüsen u. s. w., vermindert sich die Harnstoffmenge im Harn beträchtlich. Aber es tritt schliesslich ein Minimum der Harnstoffbildung ein, welches auch im Hungerzustande bestehen bleibt. In diesem Falle verliert der Organismus an seinem Eiweissbestande und das Körpergewicht nimmt ab (s. 7. Cap. 2.).

Von Einfluss auf die Harnstoffbildung ist unter normalen Ernährungsbedingungen ferner das Alter. Selbstverständlich nehmen die absoluten Mengen des producirten Harnstoffs mit dem Wachsthum zu. Anders aber verhalten sich die relativen Mengen. Während beim Erwachsenen 1 kg Körpergewicht 1/2—1/3 g producirt, wurde bei Kindern von 8—10 Jahren nach Scherer und Ranke 0,8 g Harnstoff in 1 kg Körpergewicht erzeugt. Der Stoffwechsel des Eiweisses ist also, wie überhaupt der gesammte Stoffwechsel, im jugendlichen Organismus ein lebhafterer als in dem des Erwachsenen.

Entstehung des Harnstoffs. — Die Stoffwechselversuche von Bischof und Voit (s. 7. Cap. 2.) haben ergeben, dass die gesammte Menge des mit der Nahrung aufgenommenen N der organischen Nahrungsstoffe in dem Harn wieder ausgeschieden wird, und zwar zum grösseren Theile im Harnstoff, zum kleineren Theile in den übrigen N-haltigen Körpern des Harns.

Es ist daher von höchstem Interesse, die Umwandlung der Ei-

weisse in Harnstoff innerhalb des Organismus genauer zu erforschen. Man findet bekanntlich eine grosse Menge N-haltiger Körper von einfacherer Constitution im thierischen Organismus vor, welche als Spaltungsproducte der Eiweisse zu betrachten sind, die man daher auch die Stoffe der regressiven Metamorphose der Eiweisskörper genannt hat. Zu diesen gehören vornehmlich die in den Muskeln enthaltenen Stoffe, Kreatin, Kreatinin, Xanthin, Hypoxanthin, ferner Leucin, Tyrosin, Taurin (Cystin im Nierengewebe) und Glycin (= Glycocoll in der Glycocholsäure). Durch Kochen mit Säuren entsteht aus den Eiweissen und eiweissähnlichen Körpern ebenfalls Leucin, Tyrosin und Glycin, ausserdem Asparaginsäure. Man hat daher vermuthet, dass diese Körper die Zwischenstufen der Harnstoff- und Harnsäurebildung darstellen und einzelne von ihnen darauf hin der Prüfung unterzogen.

Von Liebig wurde besonders das Kreatin als ein solches Zwischenproduct betrachtet. Das Kreatin ist chemisch anzusehen als

$$\text{Methylguanidinessigsäure:}\quad \begin{array}{l} N(CH_3)\cdot CH_2\cdot CO\cdot OH \\ | \\ C = NH \\ | \\ NH_2 \end{array}$$

$$\text{Guanidin:}\quad \begin{array}{l} NH_2 \\ | \\ C = NH \\ | \\ NH_2 \end{array}$$

Das Kreatin zerfällt beim Kochen mit Barytwasser in Harnstoff und Sarkosin = Methylglycin: $\begin{array}{l} CH_2\cdot NH\cdot CH_3. \\ | \\ CO\cdot OH \end{array}$ Der letztere Körper kommt aber im Organismus nicht vor.

Trotz dieser chemischen Beziehungen, welche eine Zersetzung des Kreatins in Harnstoff wahrscheinlich machen, ist es bis jetzt nicht gelungen, diese nachzuweisen. Die Untersucher stimmen darin überein, dass ein Zusatz von Kreatin zur Nahrung die Harnstoffmenge im Harn nicht vermehrt, sondern dass dieses unzersetzt wieder ausgeschieden wird (Senator und Andere). Bunge macht aber darauf aufmerksam, dass die Umwandlung des Kreatins in Harnstoff wohl nur in den Muskeln vor sich gehen könne und dass daher das ins Blut gelangende Kreatin schnell als solches ausgeschieden werde.

Positive Ergebnisse hat man dagegen erhalten durch Fütterung von Thieren mit Leucin, Tyrosin und Glycin. Schultzen und Nencki haben constatirt, dass diese Körper sich im Harn in diesem Falle nicht vermehren, sondern dass die Harnstoffmenge steigt. Man darf daher wohl annehmen, dass dieselben als Vorstufen des Harnstoffs in den Geweben auftreten.

In neuerer Zeit hat nun die Lehre von der Harnstoffbildung eine wesentliche Bereicherung erfahren durch die von Knierim und Salkowsky gemachte Beobachtung, dass der Zusatz von $CO_3(NH_4)_2$ zur Nahrung die ausgeschiedene Harnstoffmenge erheblich

steigert und dass das zugesetzte kohlensaure Ammoniak sich im Körper in Harnstoff verwandelt. Dies kann nur durch eine Anhydridbildung geschehen, nach der Gleichung: $CO_3(NH_4)_2 - 2H_2O = CO(NH_2)_2$. Es ist ferner gefunden worden, dass sogar bei Pflanzenfressern $Cl \cdot NH_4$ sich theilweise in Harnstoff umsetzt, während dies bei Hunden nicht geschieht. Man muss daraus schliessen, dass eine theilweise Umsetzung des $Cl \cdot NH_4$ in $CO_3(NH_4)_2$ stattfindet, wenn hierzu genügende Mengen CO_2 und überschüssiges Alkali vorhanden sind, was vielleicht nur bei Pflanzenfressern zutrifft, da deren Harn alkalisch ist, während der der Fleischfresser sauer reagirt. Es ist für die Bildung des Harnstoffs aus $CO_3(NH_4)_2$ gleichgültig, ob dieses in den Darm oder direct in das Blut eingeführt wird.

Auf Grund dieser wichtigen Thatsachen ist nun weiter untersucht worden, in welchem Organe des Thierkörpers die Synthese des Harnstoffs aus $CO_3(NH_4)_2$ vor sich gehe. Es lag nahe, diesen Vorgang in die Leber zu verlegen, da die Leberzellen ja die Fähigkeit haben, ähnliche Synthesen durch Anhydridbildung zu vollziehen, so die Glycogenbildung aus Zucker und die Synthese der Gallensäuren. Dazu kommt, dass man in der Leber immer merkliche Mengen Harnstoff vorfindet (Meissner), während in den Muskeln auffallend wenig Harnstoff enthalten ist. Man hat ferner beobachtet, dass bei der acuten gelben Leberatrophie der Harnstoff im Harn verschwindet und an seiner Stelle viel Leucin und Tyrosin auftritt (Frerichs). In der That ist nun von W. v. Schröder festgestellt worden, dass im Leberkreislauf eine Umwandlung des $CO_3(NH_4)_2$ in Harnstoff vor sich geht. Er leitete durch die frische Leber eines eben getödteten hungernden Thieres Blut mehrmals hindurch, setzte diesem $CO_3(NH_4)_2$ zu und fand in dem Blute eine deutliche Vermehrung des Harnstoffs vor, während ohne Zusatz des Salzes nur wenig aus der Leber stammender Harnstoff sich dem Blute mittheilte. Beim Durchleiten des salzhaltigen Blutes durch Muskeln oder Nieren fand diese Umwandlung in Harnstoff nicht statt.

Aus allen diesen Thatsachen ist man in neuerer Zeit zu der Hypothese gelangt, dass in den Geweben durch die Eiweissspaltung überhaupt kein Harnstoff gebildet werde, sondern dass die oxydative Spaltung des Eiweisses bis zum kohlensauren Ammoniak vor sich gehe und dass dieses, durch den Blutstrom der Leber zugeführt, sich daselbst in Harnstoff umsetze. Indessen ist für diese Hypothese noch kein thatsächlicher Beweis geliefert worden. Wenn dieselbe richtig ist, so müsste sich nach Ausschaltung des Leberkreislaufs $CO_3(NH_4)_2$ im Körper anhäufen oder durch den Harn zur Ausscheidung kommen. Aber bekanntlich bleiben Säugethiere nach diesem Eingriff nur kurze Zeit am Leben. An Vögeln ist der Versuch ausführbar (s. ff. S.). Von Interesse ist das Faktum, dass bei der Lebercirrhose sich das Ammoniak im Harn vermehrt.

Die Umwandlung des $CO_3(NH_4)_2$ in Harnstoff erfolgt vielleicht stufenweise, indem sich erst carbaminsaures Ammoniak $NH_2 - CO - ONH_4$ und aus diesem $NH_2 - CO - NH_2$ durch Austritt von H_2O bildet.

Die Harnsäure. — Die Harnsäure wird täglich zu ½—1 g von Erwachsenen ausgeschieden. Ihre Menge nimmt ebenfalls mit dem Eiweissgehalt der Nahrung zu, ist daher bei animalischer Kost grösser als bei vegetabilischer. Man hat die Harnsäure lange Zeit als eine

Vorstufe des Harnstoffs angesehen, weil sie bei der Oxydation mit Salpetersäure Alloxan (Mesoxalylharnstoff) und Harnstoff bildet.

$$\underset{\text{Harnsäure}}{C_5H_4N_4O_3} + O + H_2O = \underset{\text{Alloxan}}{\left.\begin{array}{l} CO \cdot NH \\ | \\ CO \\ | \\ CO \cdot NH \end{array}\right\rangle CO} + \underset{\text{Harnstoff}}{CO(NH_2)_2}.$$

Das Alloxan zerfällt durch weitere Oxydation mit Salpetersäure und geht durch Aufnahme von Wasser in Oxalsäure, CO_2 und Harnstoff über.

$$\underset{\text{Alloxan}}{\left.\begin{array}{l} CO \cdot NH \\ | \\ CO \\ | \\ CO \cdot NH \end{array}\right\rangle CO} + O + 2H_2O = \underset{\text{Oxalsäure}}{\begin{array}{l} CO \cdot OH \\ CO \cdot OH \end{array}} + \underset{\text{Harnstoff}}{CO(NH_2)_2} + CO_2.$$

Man gibt daher der Harnsäure die Formel:

$$\begin{array}{lll} NH - CO & & \\ | \qquad\ \ | & & \\ CO \quad\ C - NH & \searrow & \\ | \qquad\ \ \| & & CO \\ NH - C - NH & \nearrow & \end{array}$$

Frerichs und Wöhler geben an, dass nach Genuss von Harnsäure sich der Harnstoff im Harn vermehre. Man beobachtet ferner, dass bei Respirationsstörungen sich die harnsauren Salze im Harn oft in grösseren Mengen ausscheiden und erklärte dies aus der unvollkommenen Verbrennung der Eiweisse. Bei der Gicht lagern sich Mengen von harnsauren Salzen in den Gelenken ab, was ebenfalls mit einer mangelhaften Oxydation in Beziehung gebracht wurde. In der Leukämie ist die Harnsäureausscheidung vermehrt.

In neuerer Zeit ist es hingegen fraglich geworden, ob die Harnsäure als eine Vorstufe des Harnstoffs anzusehen ist. Man hat begonnen, die Harnsäurebildung bei den Vögeln zu verfolgen, in deren Harn sie den Harnstoff ersetzt. Es ist nun festgestellt worden, dass Leucin, Glycin, Asparaginsäure und ebenso auch der Harnstoff, der Nahrung zugesetzt, die Menge der Harnsäure bei Vögeln vermehrt. Dasselbe tritt auch ein, wenn kohlensaures oder ameisensaures Ammoniak gegeben wird (v. Schröder). Es ist aber klar, dass Harnstoff und $CO_3(NH_4)_2$ allein noch nicht Harnsäure bilden können, sondern dass hierzu noch eine C-reichere und N-ärmere oder N-freie Substanz hinzutreten muss.

Dass die Harnsäurebildung nicht in der Niere erfolgt, ist schon angegeben worden. Nach Nierenexstirpation bei Vögeln fand v. Schröder reichliche Mengen von Harnsäure in den Organen, besonders in der Milz, ebenso an Schlangen. Man musste nun daran denken, dass auch die Leber vornehmlich Sitz der Harnsäurebildung sei. Minkowski hat die Exstirpation der Leber bei Vögeln ausgeführt. Bei

den Vögeln besteht eine Anastomose zwischen Nierenpfortader (wie bei den Amphibien) mit der Pfortader. Nach Unterbindung der Pfortader kann das Blut des Darms durch diese Verbindung zur Vena cava gelangen und die Thiere (Gänse) bleiben daher 6—20 Stunden am Leben. Nach dieser Operation sinkt der Harnsäuregehalt des Harns beträchtlich, während der Gehalt an Ammoniak erheblich zunimmt. Es erscheint gleichzeitig eine grosse Menge Milchsäure im Harn. Aus diesen Versuchen wird es sehr wahrscheinlich, dass in der Leber ebenfalls eine Synthese der Harnsäure vor sich geht und zwar aus kohlensaurem Ammoniak und Milchsäure.

Die Hippursäure. — Die Hippursäure, Glycinbenzoësäure, kommt im menschlichen Harn und in dem der Fleischfresser zwar nur in geringen Mengen vor, ist aber im Harn der Pflanzenfresser, besonders der Pferde und Rinder, in grösseren Mengen enthalten. Ihr Auftreten ist von besonderem Interesse, da man ihre Bildungsweise genauer verfolgen konnte. Man stellt sie synthetisch dar durch Erhitzen von Glycin und Benzoësäure im zugeschmolzenen Rohr auf 160° C.

$$\underset{\text{Glycin}}{\begin{array}{l} CH_2 \cdot NH \\ | \\ CO \cdot OH \end{array}} + \underset{\text{Benzoësäure}}{C_6H_5 \cdot CO \cdot OH} - H_2O = \underset{\text{Hippursäure}}{\begin{array}{l} CH_2 \cdot NH(C_6H_5 \cdot CO) \\ | \\ CO \cdot OH \end{array}}$$

Wöhler (1824) hat die wichtige Entdeckung gemacht, dass nach Genuss von Benzoësäure, am besten in benzoësaurem Natron, im Harn Hippursäure in grösserer Menge auftritt. Sie geht demnach im Organismus eine Paarung mit dem Glycin ein, welches irgendwo im Stoffwechsel, wenn auch nicht in freiem Zustande, auftreten muss. Da nun das Glycin auch in derselben Weise in der Glycocholsäure mit dem Radikal der Cholsäure gepaart ist, so haben Kühne und Hallwachs vermuthet, dass die Synthese der Hippursäure ebenfalls wie die der Gallensäuren in der Leber erfolge. Sie unterbanden bei Thieren die Pfortader und fanden, dass nach dieser Operation die eingeführte Benzoësäure nicht mehr als Hippursäure, sondern als solche im Harn ausgeschieden wird. Doch da die Thiere schnell sterben und die Circulation sehr darniederliegt, ist das Resultat dieses Versuches nicht als ganz beweisend anzusehen. Bunge und Schmiedeberg haben nachgewiesen, dass die Hippursäure auch in anderen Geweben gebildet werde, denn sie fanden, dass entleberte Frösche noch die Benzoësäure in Hippursäure verwandeln können. Sie haben ferner gezeigt, dass auch die Niere die Fähigkeit besitzt, Benzoësäure in Hippursäure umzusetzen. Es wurde defibrinirtes Blut nach Zusatz von benzoësaurem Natron durch die Blutgefässe einer frischen Niere geleitet und die Entstehung von Hippursäure, reichlicher nach Zufügung von Glycin, beobachtet. Auch das frische zerschnittene Nierengewebe mit benzoësaurem Natron vermischt liefert Hippursäure, nicht aber, wenn es durch Zerreiben abgetödtet ist (Kochs). Es ist ferner O-Zutritt zu dieser Synthese erforderlich; denn, wenn Serum durch die Niere geleitet wird, entsteht keine Hippursäure. Es findet aber die Bildung der Hippursäure nicht ausschliesslich in der Niere statt; denn nach der Nephrotomie hat man auch nach Zufuhr von Benzoësäure im Blut, in der

Leber und den Muskeln reichlich Hippursäure vorgefunden (Salomon). Es ist mithin nicht unwahrscheinlich, dass doch die Leber vornehmlich der Ort der Hippursäurebildung ist, wie es Kühne und Hallwachs annahmen. Es wäre zu untersuchen, ob nicht bei Durchleitung von benzoësaurem und glycinhaltigem Blut durch die Leber Hippursäure gebildet würde.

Das reichliche Auftreten von Hippursäure im Harn der Pflanzenfresser, besonders bei Heunahrung, ist auf den Gehalt des Futters an aromatischen Körpern zurückzuführen. Die Hippursäure vertritt hier einen grossen Theil des Harnstoffs, so dass dieser an Menge abnimmt, wenn die Hippursäure zunimmt. Dieser Umstand erklärt sich daraus, dass das in der Hippursäure enthaltene Glycin ohne Gegenwart des Benzoyls sich in Harnstoff umgesetzt haben würde. Da im Harn der Fleischfresser, auch ohne Gegenwart aromatischer Substanzen in der Nahrung, sich immer kleine Mengen Hippursäure finden, so geht daraus hervor, dass der Benzolkern im Molekül des Eiweisses enthalten ist. Der thierische Organismus ist daher nicht im Stande, durch seinen Stoffwechsel den Benzolkern zu sprengen.

Von Interesse ist es, dass auch die Nitrobenzoësäure, in den Organismus eingeführt, die entsprechende Nitrohippursäure bildet, ein untrüglicher Beweis dafür, dass in der ausgeschiedenen Hippursäure dieselben Atomgruppen enthalten sind wie in der eingeführten Benzoësäure.

Andere aromatische Verbindungen. — Die übrigen aromatischen Körper des Harns kommen mit Schwefelsäure gepaart in demselben vor. Hierzu gehört die Indoxylschwefelsäure. Diese bildet sich aus dem Indol ($C_8H_7 \cdot N$), welches bei der Fäulniss im Darm entsteht. Durch Oxydation des Indols entsteht das Indoxyl (C_8H_7NO). Dieses paart sich unter Wasseraustritt mit der Schwefelsäure und so erscheint das indoxylschwefelsaure Alkali im Harn. Bei starker Fäulniss im Darm unter pathologischen oder experimentellen Bedingungen vermehrt sich die Indigoreaktion im Harn (Jaffé). Ebenso geht die Paarung des Phenols mit der Schwefelsäure vor sich. Auch das direct eingeführte Phenol vermehrt die Phenolschwefelsäure im Harn (Baumann). Es ist sehr wahrscheinlich, dass alle diese Synthesen in der Leber vor sich gehen; denn in der Leber sind mehr gepaarte Schwefelsäuren enthalten als im Blute (Baumann).

Farbstoff. — Die Entstehung des Harnfarbstoffs, des Urobilins, ist schon oben (s. S. 238) von dem Bilirubin hergeleitet worden. Die Umwandlung des Bilirubins in das Urobilin (Hydrobilirubin) geschieht zum Theil jedenfalls schon im Darm, da die Fäces Urobilin enthalten. Ob es auch in anderen Organen entsteht, ist fraglich. Im Blute ist es nicht nachgewiesen, ebensowenig wie das Bilirubin.

Schwefelverbindungen. — Ausser in der Schwefelsäure und den gepaarten Schwefelsäuren kommt Schwefel noch in anderen organischen Substanzen des Harns vor. Der in dem Eiweissmolekül enthaltene Schwefel verwandelt sich bei vollkommener Oxydation in Schwefelsäure und erscheint in den schwefelsauren Salzen und gepaarten Schwefelsäuren des Harnes. Die Menge der gepaarten Schwefelsäure beträgt im menschlichen Harn etwa $^1/_{10}$ der ungepaarten. Die ungepaarte Schwefelsäure der Salze des Harns lässt sich durch Chlor-

baryum im schwefelsauren Baryt ausfällen. Zerlegt man dann die gepaarten Schwefelsäuren im Filtrat durch Kochen mit Salzsäure, so kann man die entstandene freie Schwefelsäure wiederum durch Chlorbaryum entfernen. In dem zweiten Filtrat bleiben aber noch Schwefelverbindungen zurück, welche erst beim Schmelzen mit Salpeter Schwefelsäure geben. Der in ihnen enthaltene Schwefel beträgt 10—20 % der gesammten Schwefelmenge des Harnes.

In dem Eiweiss ist ein oxydirtes und ein unoxydirtes S-Atom zu unterscheiden (Krüger, Nasse). Beim Erhitzen des Eiweisses mit Kalilauge spaltet sich das oxydirte im schwefelsauren Kali, das unoxydirte im Schwefelkalium ab. Bisher kennt man nur zwei organische schwefelhaltige Spaltungsproducte des Eiweisses, welche im Stoffwechsel entstehen, das eine ist Taurin, das andere Cystin. Das Taurin (Amidoäthylsulfonsäure, s. S. 192), Bestandtheil der Taurocholsäure, enthält oxydirten, das Cystin ($C_3H_6NSO_2$) enthält unoxydirten Schwefel. Das Cystin kommt im Harn nur in seltenen Fällen vor, es bildet zuweilen Harnsteine. Das Taurin erscheint nicht in dem Harn, sondern wird, mit der Nahrung eingeführt, in Harnstoff und Schwefelsäure verwandelt. Kleine Mengen desselben bilden auch unterschweflige Säure, die aber wahrscheinlich schon im Darm entsteht. Auch kleine Mengen von Rhodansalzen sind im Harn nachgewiesen, wahrscheinlich aus dem Speichel stammend.

Es ist hiernach der grössere Theil der organischen Schwefelverbindungen des Harnes noch gänzlich unbekannt.

Oxalsäure. — Die Oxalsäure $\begin{pmatrix} COOH \\ COOH \end{pmatrix}$ ist als ein Product unvollkommener Verbrennung angesehen worden. Dafür scheint das Auftreten derselben in vermehrter Menge bei Krankheiten (Oxalurie) zu sprechen. Indessen kommt für gewöhnlich nur so viel Oxalsäure im Harn vor, als mit der vegetabilischen Nahrung aufgenommen wird. Sie vermehrt sich mit der vegetabilischen Nahrung und verschwindet bei reiner Fleischkost (Bunge). Wenn man oxalsaure Salze mit der Nahrung zuführt, so werden sie unverändert ausgeschieden (Schmiedeberg und Gaglio). Daraus würde folgen, dass sie im Körper gar nicht oxydirt werden kann. Es bilden sich nicht selten Harnsteine aus oxalsaurem Kalk.

Salze. — Die Salze des Harns sind zum überwiegenden Theile die mit der Nahrung aufgenommenen, unter denen gewöhnlich das ClNa die grösste Menge bildet. Man hat beobachtet, dass, wenn man den Thieren das ClNa in der Nahrung entzieht, Albuminurie auftritt, ein Beweis dafür, dass die Gegenwart der Salze im Blute und Harn von Bedeutung für die Secretion desselben ist. Die Gegenwart von Salzen hat bekanntlich einen grossen Einfluss auf die Eigenschaften der Eiweisse.

Die schwefelsauren und die phosphorsauren Salze des Harns sind nicht nur die in der Nahrung enthaltenen, sondern auch die durch Spaltung der Eiweisse, Nucleine und Lecithine entstandenen Salze. Daher vermehren sich Schwefelsäure und Phosphorsäure des Harns beträchtlich mit dem Gehalt der Nahrung an animalischen Stoffen und Eiweissen und vermindern sich bei rein vegetabilischer Kost. Die stärkere Bildung dieser Säuren ist auch die Ursache der sauren Reaktion des Harns beim Fleischfresser, beim Menschen und den Omnivoren. Da das Blut aber immer alkalisch reagirt, so folgt daraus, dass die

Entstehung der sauren Salze des Harns bei der Secretion durch chemische Umsetzungen bedingt ist. Ihre Entstehung durch Osmose allein zu erklären, dürfte ebensowenig gelingen, wie die Entstehung des sauren Magensaftes. Bei der Fleischnahrung ist der Harn reich an Kalisalzen. Die CO_2 des Harns ist erstens in kohlensauren Salzen gebunden und zweitens als freie CO_2 darin in beträchtlicher Menge gelöst, so dass die CO_2-Spannung des Harns eine sehr hohe ist (s. S. 149). Der grösste Theil dieser CO_2 stammt aus der Oxydation der C-Verbindungen. Nach Genuss von essigsauren, äpfelsauren, citronensauren, weinsauren Kalisalzen, welche reichlich in Früchten enthalten sind, bilden sich grössere Mengen von kohlensaurem Kali, welche den Harn alkalisch machen (Wöhler). Nach Genuss der freien Säuren ist dies nicht der Fall. Ebenso reagirt der Harn bei Ernährung mit eiweissarmer vegetabilischer Kost, z. B. Kartoffeln, alkalisch und enthält viel hohlensaures Kali.

In den Harnsteinen (Nieren-, Blasensteinen) findet man harnsaure Salze, phosphorsauren und kohlensauren Kalk, dreibasisch phosphorsaure Ammoniakmagnesia.

Quantitäten der Harnsubstanzen. — Die Zusammensetzung des in 24 Stunden vom Menschen ausgeschiedenen Harns bei Fleisch- und Brodnahrung wird von Bunge folgendermaassen angegeben:

	Fleisch	Brod
Volumen	1672 ccm	1920 ccm
Harnstoff	67,2 g	26,6 g
Harnsäure	1,398 „	0,253 „
Kreatinin (Kreatin)	2,163 „	0,961 „
K_2O	3,308 „	1,314 „
Na_2O	3,991 „	3,923 „
CaO	0,328 „	0,339 „
MgO	0,294 „	0,139 „
Cl	3,817 „	4,996 „
SO_3 (+ gepaarte)	4,674 „	1,265 „
P_2O_5	3,437 „	1,658 „

Beide Harne reagiren sauer. Die darin enthaltenen Mengen von Schwefelsäure und Chlor allein würden genügen, um alle anorganischen Basen zu sättigen.

Das im Harn enthaltene Kreatin ist in Kreatinin umgewandelt.

c) Die Entleerung des Harns.

Der aus den Harncanälchen abfliessende Harn sammelt sich in dem Nierenbecken, um durch den Ureter in die Blase zu gelangen. Ein Rückfluss in die Canälchen wird dadurch verhütet, dass bei stärkerem Druck im Becken die Canäle der Nierenpapillen zusammengepresst werden. Der Ureter befördert den Harn durch rhythmische peristaltische Bewegungen, welche durch mechanische Reizung der Schleimhaut in seiner Muscularis ausgelöst werden, in die Blase.

Die Ureteren gehen schief durch die Blasenwand hindurch, so dass bei Druckerhöhung in der Blase ein ventilartiger Verschluss derselben zu Stande kommt.

Die Harnblase ist mit dem Musc. sphincter vesicae versehen, welcher durch seinen Tonus den Verschluss derselben bewirkt. Er wird durch die Elasticität der Wandungen der Harnröhre unterstützt. Der Musculus detrusor vesicae, welcher die gesammte Blasenwand einnimmt, besorgt durch seine Contraktion die Entleerung der Blase; gleichzeitig erfolgt dabei eine Erschlaffung des Sphincter.

Die Entleerung der Blase wird reflectorisch angeregt, sobald ihre Ausdehnung und der Druck in derselben eine gewisse Grösse erreicht hat. Das Centrum für diesen Reflexakt befindet sich in dem Lendentheil des Rückenmarks (s. 11. Cap. A. 2. a), die Nerven, welche diesen Reflex vermitteln, gehen durch den Plexus hypogastricus des N. sympathicus zur Blase. Die willkürliche Harnentleerung kommt dadurch zu Stande, dass die Bauchpresse einen Druck auf die Blase ausübt und so den Reflex von Seiten derselben hervorruft. Es ist nicht anzunehmen, dass die glatten Fasern des M. detrusor willkürlich erregt werden könnten. Die willkürliche Verhaltung des Harnes wird, wie es scheint, durch die quergestreiften Fasern des Sphincter urethrae besorgt, vielleicht auch durch den M. bulbo-cavernosus. Der letztere hat aber hauptsächlich die Aufgabe, den in dem Bulbus urethrae zurückgebliebenen Harn herauszuschleudern.

Der Tonus der Sphincter vesicae wird ebenfalls von einem Centrum im Lendenmark unterhalten. Ist das Lendenmark bei Thieren zerstört oder ist es beim Menschen degenerirt oder gelähmt, so tritt Incontinentia urinae ein. Ist das Lendenmark vom Brustmark abgetrennt, so findet noch periodische Harnentleerung ohne Bewusstsein des Vorganges statt. Die Harnblase dehnt sich in diesem Falle immer sehr stark aus, bis der Reflex eintritt. Durch psychische Erregungen, Schreck u. s. w. können Harnentleerungen herbeigeführt werden, auch durch Reizungen der Pedunculi cerebri (Budge). Daraus geht hervor, dass das Gehirn durch Bahnen mit dem Rückenmarkcentrum in Verbindung steht. Es ist ferner sehr wahrscheinlich, dass der Sphincter vesicae auch von hemmenden Fasern versorgt wird, welche bei jeder Entleerung in Thätigkeit gerathen.

2. Die Hautexcretionen.

a) Der Schweiss.

Die Schweissdrüsen. — Der Schweiss ist das Secret der Schweissdrüsen, deren Gesammtzahl in der Haut 2 300 000—2 400 000 beträgt (Krause). Am zahlreichsten stehen sie auf der Handfläche und Fusssohle, wo auf 1 Quadratzoll 2700 kommen. Sie sind tubulöse Drüsen, deren Ende in den unteren Schichten des Coriums zu einem Knäuel zusammengerollt liegt und mit reichlichen Blutgefässen versorgt wird. Auf ihrer Membrana propria sitzt eine doppelte Lage rundlicher, kleiner Epithelzellen auf, ihr Lumen ist mit Flüssigkeit gefüllt. Den

Ausführungsgang durchbricht die Epidermis korkzieherartig mit trichterförmiger Oeffnung.

Eigenschaften des Schweisses. — Der Schweiss ist eine klare farblose Flüssigkeit von salzigem Geschmack und meist saurer Reaktion; doch reagirt er auch häufig neutral. Es vermischen sich mit ihm abgestossene Zellen der Epidermis und Bestandtheile des Hauttalges. Nur von der Handfläche und Fusssohle, an denen sich keine Talgdrüsen befinden, würde er in reinerem Zustande zu gewinnen sein.

Um den Schweiss zu sammeln, hat man ihn mit Schwämmen aufgesogen oder besser die Extremitäten in Kautschukbeutel eingeschlossen. Er enthält etwa 0,5—2,5 feste Bestandtheile. Wenn er reichlich abgesondert wird, ist er verdünnter, wird er sparsamer abgesondert, so ist er concentrirter. Funke sammelte vom Arm in einem Kautschukbeutel beim Spaziergang in der Sonnenhitze in 1 Stunde 47,9 g von 0,8 %, und in der Ruhe 3,12 g von 2,5 % festen Bestandtheilen.

Die organischen Bestandtheile des Schweisses sind: 1. flüchtige Fettsäuren: Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure, Capron- und Caprylsäure, welche demselben die saure Reaktion verleihen. Ihre Menge vermehrt sich durch Zersetzung auf der Haut und in der Kleidung, wodurch der unangenehme schweissige Geruch verursacht wird. Es sind 2. geringe Mengen von Fett und Cholesterin im Schweisse vorhanden, welche aber vielleicht aus den Talgdrüsen stammen. Es ist 3. unzweifelhaft Harnstoff, etwa 0,1 %, im Schweiss enthalten (Favre, Funke). Im Zustande der Urämie, im urämischen Stadium der Cholera sollen grössere Mengen von Harnstoff durch die Haut ausgeschieden werden. Die Schweissdrüsen sind daher offenbar den Nieren analoge Excretionsorgane; sie reguliren auch mit diesen gemeinsam die Wasserausscheidung aus dem Körper. Der Harnstoff zersetzt sich leicht auf der Haut in $CO_3(NH_4)_2$. Daraus erklärt sich wohl die zuweilen vorkommende alkalische Reaktion des Schweisses. Es scheint in dem Schweiss auch die indigobildende Substanz des Harnes enthalten zu sein, da man manchmal Blaufärbung der Wäsche durch Schweiss beobachtet hat(?).

Die unorganischen Bestandtheile des Schweisses sind Salze (0,3 %), welche aus Chloriden und phosphorsauren Alkalien und Erden bestehen. In dem Schweiss ist ferner eine gewisse Menge CO_2 ausser in Salzen absorbirt enthalten. Ebenso wie durch den Harn werden auch durch den Schweiss fremde Substanzen, wie z. B. Jodkalium, leicht ausgeschieden. Es ist anzunehmen, dass in Krankheiten durch den Schweiss auch pathologische Producte (Ptomaine, Toxine etc.) ausgeschieden werden.

Absonderung des Schweisses. — Die Stärke der Schweissabsonderung ist von verschiedenen Einflüssen abhängig. Sie wird erstens von der Temperatur der Umgebung beeinflusst. Die Erfahrung lehrt, dass in der Hitze die Schweisssecretion stark erhöht, in der Kälte herabgesetzt wird. Man kann durch Einhüllen des Körpers, durch Dampfbäder u. s. w. kräftige Schweisssecretion hervorrufen. Zweitens wird die Secretion angeregt durch reichliche Aufnahme heisser Getränke (Limonade, Thee u. s. w.), Mittel, welche zugleich mit warmer Bedeckung des Körpers die einfachsten Diaphoretica sind. Drittens

wird Schweissabsonderung durch kräftige anhaltende Muskelbewegung herbeigeführt, zum Theil in Folge der sich erhöhenden Körpertemperatur, zum Theil durch die Beschleunigungen des Blutstromes. Schliesslich befördert Nahrungsaufnahme fester und flüssiger Speisen im Allgemeinen die Schweisssecretion.

Der Wassergehalt der umgebenden Luft hat insofern einen Einfluss auf die Schweisssecretion, als bei feuchter Luft der secernirte Schweiss langsam verdunstet und sich auf der Haut ansammelt, während er bei trockener Luft schnell verdunstet. Es ist daher eine Täuschung, wenn man glaubt, dass man bei feuchter warmer Luft mehr Schweiss absondere als bei gleich warmer trockener Luft. Wenn der Schweiss nicht verdunstet, so ist die Abkühlung eine geringe, so dass uns die Luft drückend vorkommt. Eine directe Einwirkung auf die Schweisssecretion hat wohl der Wassergehalt der Luft nicht. Durch die Schweissabsonderung und Wasserverdunstung von der Haut wird aber die Temperatur des Körpers zum Theil regulirt (s. 8. Cap.).

Bei allen Verstärkungen der Schweisssecretion sehen wir zugleich, dass die Haut sich röthet und stärker mit Blut anfüllt. Es erfolgt demnach mit der Zunahme der Absonderung auch eine Erweiterung der Blutgefässe, eine in fast allen Drüsen stattfindende Begleiterscheinung. Dies ist besonders bei Einwirkung höherer Temperatur auf die Haut der Fall, ein Umstand, der ebenfalls für die Wärmeregulirung von grosser Bedeutung ist.

Schweissnerven und -Centren. — Man hat seit langer Zeit vermuthet, dass die Schweissdrüsen unter dem Einfluss von Secretionsnerven stehen. Es sprechen hierfür einige bekannte Erscheinungen, der Angstschweiss, der Todesschweiss, die kritischen Schweisse in der Krisis gewisser fieberhaften Krankheiten. Durch Versuche von Luchsinger ist erwiesen worden, dass die Schweissdrüsen von Secretionsnerven versorgt werden. An den Pfoten der Katze kann man durch Reizung des Nerv. ischiadicus Schweisssecretion hervorrufen. Auch an der Extremität des eben getödteten Thieres kann man die Absonderung beobachten; dieselbe ist also nicht etwa Folge einer Erweiterung der Blutgefässe. Hingegen ist anzunehmen, dass intra vitam eine gleichzeitige Erregung der Schweissnerven und der Vasodilatatoren erfolgt, wodurch den Drüsen reichliches Wasser zur Absonderung zugeführt wird. Bei der Einwirkung höherer Temperatur auf die Haut wird die Schweissabsonderung vornehmlich auf reflectorischem Wege angeregt. Wenn man an einem Thier den N. ischiad. durchschnitten hat und dasselbe in einen Wärmekasten von 40° C. setzt, so gerathen alle Körpertheile in starken Schweiss mit Ausnahme der operirten Extremität, trotzdem auch in dieser die Blutgefässe stark erweitert sind. Dies kann nur daraus erklärt werden, dass die Drüsen vermittels ihrer Nerven und deren Centren durch Reizung der Temperaturnerven der Haut reflectorisch in Thätigkeit versetzt werden. Die Erweiterung der Blutgefässe an sich hat noch keine Absonderung zur Folge. Die Centren der Schweissnerven für die Extremitäten befinden sich im Rückenmark, da auch nach Abtrennung desselben vom Gehirn reflectorische Schweissabsonderung eintritt. Das Centrum für die unteren Extremitäten liegt im oberen Lenden- und unteren Brustmark, das Centrum für die oberen im unteren Halsmark (Luchsinger); in der Med. obl. soll ein allgemeines Schweisscentrum für alle Körper-

theile liegen (Adamkiewicz), welches bei allgemeinen Erregungen dieses Hirnabschnittes (Erstickung, Krämpfen u. s. w.) in Thätigkeit geräth. Die Schweissabsonderungen bei psychischen Erregungen beweisen, dass auch das Grosshirn mit dem Schweisscentrum in Verbindung steht.

Gifte. — Unter den schweisstreibenden Mitteln (Diaphoretica) ist besonders das Pilocarpin zu nennen, welches auch die Speichelsecretion anregt. Seine Wirkung beruht sowohl auf Erregung der Schweisscentren als auch auf Reizung der peripheren Schweissnerven, ebenso wie sich dies bei den Speicheldrüsen verhält; denn auch nach Durchschneidung der Nerven erzeugt dieses Mittel Absonderung, so lange der Nerv noch nicht degenerirt ist. Dagegen werden die peripheren Schweissnerven ebenso wie die der Speicheldrüsen durch das Atropin gelähmt, so dass Reizung durch Pilocarpin oder Wärme keinen Erfolg mehr hat. Das Atropin erzeugt daher auch Trockenheit der Haut.

Elektrische Drüsenströme. — An der Haut hat man zuerst elektromotorische Eigenschaften der Drüsen nachgewiesen. Du Bois-Reymond hat an der Haut der Frösche den sog. „Hautstrom" gefunden, welcher in der Haut von der äusseren nach der inneren Fläche derselben gerichtet ist. Die innere Fläche zeigt demnach positive, die äussere Fläche negative Spannung. Es lässt sich sehr wahrscheinlich machen, dass diese elektromotorische Eigenschaft den flaschenförmigen Drüsen der Froschhaut angehört, welche ein saures Secret liefern (Munk, Engelmann). Der Strom entsteht aber nicht durch die saure und alkalische Reaktion der beiden Flächen wie in einer Säure-Alkalikette. Auch alle anderen Häute und Schleimhäute, welche Drüsen enthalten, gleichgültig ob sie ein saures oder alkalisches Secret liefern, geben einen Strom, welcher dieselbe Richtung von Aussen nach Innen besitzt, z. B. die Darmschleimhaut, ebenso die Magenschleimhaut. Auch die Haut des Menschen giebt einen Strom in dieser Richtung (Hermann). Es geht daraus hervor, dass in allen Drüsen die secernirende Fläche immer negative Spannung annimmt, und dass daher die elektromotorischen Kräfte wohl den Secretionszellen angehören. Von Röber und von Hermann ist an der Froschhaut eine Aenderung des Stromes bei Reizung der Hautnerven beobachtet worden. Roeber sah bei der Reizung eine negative Schwankung analog der des Muskelstroms eintreten, Hermann sah der negativen eine positive Schwankung nachfolgen (s. 9. Cap. A. 2.). Man hat daher versucht, die Secretion mit diesen Vorgängen in Beziehung zu bringen, da man weiss, dass elektrische Ströme eine Diffusion von Wasser und umgekehrt eine Filtration von Wasser durch Diaphragmen Ströme erzeugen können. Indessen ist es bisher nicht gelungen, den ursächlichen Zusammenhang der Erscheinungen hinreichend zu verfolgen.

Perspiration. — Die gesammte Ausscheidung durch die Haut, soweit sie der Verdunstung unterliegt, hat man auch die Perspiration im Gegensatze zur Respiration genannt. Zu den Stoffen der Perspiration gehört neben anderen flüchtigen Substanzen (Fettsäure u. s. w.) hauptsächlich das Wasser. Die geringe Menge von CO_2, welche die Haut ausscheidet, kommt beim Menschen kaum in Betracht (s. S. 151).

Man hat sich die Frage vorgelegt, ob diese Perspiration auf der ganzen Hautoberfläche erfolgt oder nur durch die Schweissdrüsen vermittelt wird. Da die Epidermis in unverletztem Zustand fast un-

durchgängig für Flüssigkeiten und Gase ist (sie resorbirt auch nicht merklich — s. S. 115), so ist es nicht sehr wahrscheinlich, dass sie sich an der Wasserausscheidung aus dem Körper betheiligt. Aber erst aus den Messungen über die durch die Haut ausgeschiedenen Wasserquanta lässt sich dies mit einiger Sicherheit folgern.

Séguin hat die Grösse der Wasserausscheidung durch die Haut gemessen, indem er eine Person in einen geschlossenen Ballon setzte und dieselbe durch ein Rohr von Aussen athmen liess. Er bestimmte so den in 1 Stunde stattfindenden Gewichtsverlust durch die Lungenathmung. Zieht man diese Grösse von dem Gewichtsverlust ab, welcher in 1 Stunde durch Athmung und Perspiration erfolgt, so erhält man die Grösse der Perspiration. Im Mittel verliert der Körper hiernach in 24 Stunden etwa $^1/_{67}$ seines Körpergewichts an Wasser durch Verdunstung auf der Haut. Dies würde demnach bei einem Körpergewicht von 67 kg gerade 1000 g ausmachen, etwa $^2/_3$ des Harnwassers.

Vergleicht man hiermit die Zahlen, welche man aus den Beobachtungen über die Menge des abgesonderten Schweisses erhält, so geben die Versuche von Funke folgende Werthe: Er erhielt in einem Kautschukärmel in 1 Stunde in Minimo 6, in Maximo 42 g. Hieraus würden für den ganzen Körper sich die Werthe 74 und 818 g ergeben. Es ist klar, dass das Minimum als normaler Werth angesehen werden muss, da der starke Schweiss (Gehen in der Sonnenhitze) ja nur vorübergehend andauern kann. Es würden hiernach in 24 Stunden $74 \times 24 = 1776$ g abgesondert worden sein. Da in diesem Falle durch die Epidermis nur wenig verdunstet sein kann, weil die Luft im Kautschukbeutel bald vollkommen gesättigt war, so geht daraus hervor, dass die Secretion der Schweissdrüsen hinreicht, die ganze perspirirte Wassermenge zu liefern.

Um die Unterdrückung der Perspiration zu untersuchen, hat Bernard die Haut von Thieren mit einem undurchdringlichen Lack überzogen und gesehen, dass die Thiere sehr bald zu Grunde gehen. Es ist aber von Rosenthal bei Wiederholung dieser Versuche sehr wahrscheinlich gemacht worden, dass die Ursache des Todes nicht die Behinderung der Hautausscheidungen ist, da ja das Wasser und andere Stoffe genügend durch den Harn abgeschieden werden können. Die Körpertemperatur der Thiere sinkt ausserordentlich schnell, weil die Hautgefässe gelähmt werden und sich stark erweitern. Die Thiere gehen also an zu starkem Wärmeverlust zu Grunde. Dass im Uebrigen die Retention von den im Schweiss enthaltenen Stoffen schädlich auf den Organismus einwirkt, muss wohl angenommen werden. Ausgedehnte Bedeckungen der Haut mit undurchdringlichen Hüllen können schädliche Folgen haben; Bekleidungen aus inperspirabeln Stoffen, z. B. Gummistoffen, rufen oft Unbehagen hervor und können im Allgemeinen nicht für zuträglich gehalten werden.

b) Der Hauttalg.

Der Hauttalg wird von den Talgdrüsen abgesondert. Dieselben sind zusammengesetzte tubulöse Drüsen, deren Ausführungsgang meist

in den Canal eines Haarbalges ausmündet. Sie finden sich daher am zahlreichsten an den behaarten Körperstellen vor und fehlen nur an der haarlosen Handfläche und Fusssohle. Sie liegen in der Lederhaut und besitzen polygonale Epithelzellen mit fettigem Inhalte, die Talgzellen. Das Innere der Drüse enthält eine körnige fettige Masse, den Hauttalg, der aus dem Zerfall der Talgzellen hervorgeht und durch Nachwachsen der Talgzellen nach Aussen hin entleert wird.

Der Hauttalg ist eine ölige Masse, welche auf der Haut zu einem weissen weichen Talg erstarrt. Die Hauptmenge desselben wird von Fetten gebildet, man findet ferner darin einige Fettseifen, Cholesterin und geringe Mengen von Eiweiss. Unter den unorganischen Bestandtheilen herrschen phosphorsaure Erden und Alkalien vor. Der Hauttalg hat die Bestimmung, die Haut und die Haare einzufetten, sie dadurch vor zu starker Austrocknung zu schützen, sie geschmeidig und schlüpfrig zu erhalten. Beim Fötus sammelt sich der Hauttalg als Vernix caseosa in grösseren Mengen an und erleichtert den Durchtritt desselben durch die Geburtswege. Unter der Vorhaut sammelt sich der Hauttalg als Smegma praeputii an; das Smegma des Bibers, Castoreum, enthält gewisse Phenolverbindungen. In den Talgdrüsen der Gesichtshaut siedelt sich häufig eine Milbe, Acarus follicularis, an, welche die sog. Comedonen (Mitesser) verursacht.

Das Ohrenschmalz, eine gelbe, fettige Masse, wird von den Drüsen des äusseren Gehörganges geliefert. Es fettet den Gehörgang und die äussere Fläche des Trommelfells ein. Die Meibom'schen Drüsen der Augenlider haben eine ährenartige Gestalt; das talgige, weissliche Secret derselben dient wohl zur Einfettung der Wimperhaare. Es sammelt sich mit der Thränenflüssigkeit im inneren Augenwinkel an.

3. Die Thränenflüssigkeit.

Die Thränendrüse ist der Parotis ähnlich gebaut und als eine Eiweissdrüse zu betrachten. Die Membrana propria der Acini ist von einer einfachen Schicht polygonaler Secretionszellen bekleidet.

Die Thränenflüssigkeit hat einen schwach salzigen Geschmack und reagirt alkalisch. Sie enthält nach Frerichs etwa 1 % feste Bestandtheile, welche hauptsächlich aus Natronalbuminat bestehen; unter den Salzen wiegt das ClNa vor.

Die Absonderung der Thränenflüssigkeit ist eine continuirliche. Sie strömt aus den 10 Ausführungsgängen am äusseren Augenwinkel aus und fliesst zwischen Lidern und Conjunctiva nach dem inneren Augenwinkel, wo sie durch die Puncta lacrymalis der Carunula lacrymalis aufgesogen und durch den Canalis nasolacrymalis zur Nasenhöhle abgeleitet wird. Die Thränenflüssigkeit hat demnach die Aufgabe, die Cornea und Conjunctiva feucht und erstere durchsichtig zu erhalten.

Die Secretion der Thränenflüssigkeit steht unter dem Einfluss des Nervensystems. Der deutlichste Beweis hierfür ist die verstärkte Absonderung derselben beim Weinen. Der cerebrale Secretionsnerv der Thränendrüse ist der N. lacrymalis aus dem Trigeminus (Wolferz), bei dessen Reizung man an Thieren reichliche Secretion hervorrufen

kann. Auch durch Reizung des N. subcutaneus malae und des Halssympathicus ist geringe Secretion beobachtet worden (Eckhard, Herzenstein). Die Einwirkung psychischer Erregungen bei Empfindungen von Schmerz und Trauer beweist, dass eine Verbindung des Grosshirns mit den Secretionscentren der Nerven besteht. Reflectorisch wird die Thränensecretion vermehrt durch Reizung der Conjunctiva, durch heftige Lichterregungen der Retina und durch Reizungen der Nasenschleimhaut mit scharf riechenden Stoffen (Meerrettig, Zwiebeln).

4. Die Milch.

Die Milch unterscheidet sich von den bisher genannten Excreten wesentlich dadurch, dass sie kein Endproduct des thierischen Stoffwechselvorganges ist, sondern im Gegentheil ein Product, welches vermöge seiner chemischen Bestandtheile allein den thierischen Stoffwechsel zu unterhalten vermag. Sie hat die Bestimmung, dem Neugeborenen als Nahrung zu dienen.

Die Milchdrüse entwickelt sich beim weiblichen Geschlecht zu einer secernirenden Drüse. Sie ist eine zusammengesetzt acinöse Drüse. Auf der Membrana propria ihrer Alveolen sitzen polygonale Drüsenzellen, welche im unthätigen Zustande niedrig, flach und hell, im thätigen Zustande vergrössert, hoch und getrübt erscheinen.

Bei den niedersten Säugethieren, den Monotremen (Schnabelthieren), bestehen die Milchdrüsen aus einer Anzahl kleinerer, in der Haut liegender Drüsen ohne Warzen, welche vergrösserten Talgdrüsen ähnlich sind. Man hat daher die Milchdrüsen genetisch als durch Funktionswechsel metamorphosirte Talgdrüsen angesehen.

In der Milch finden wir als morphotische Bestandtheile die Milchkügelchen vor. Dieselben bestehen einzig und allein aus den Fetten der Milch und sind daher als Fetttröpfchen anzusehen, nicht als lebende Gebilde. Die Milch bildet demnach eine natürliche Fettemulsion. In den ersten Tagen der Milchabsonderung bemerkt man dagegen sparsame Zellen in der Milch, die Colostrumkörperchen, grosse leucocytenähnliche Gebilde, mit Kernen und mit Fettkügelchen erfüllt. Man hat sie entweder für veränderte abgelöste Drüsenzellen oder für ausgewanderte Leucocyten gehalten. Später verschwinden sie in der Milch.

Absonderung der Milch. — Die Milchdrüse steht in einer eigenthümlichen Beziehung zu den weiblichen Geschlechtsapparaten. Es beginnt die Lactation allmählig in den letzten Tagen der Schwangerschaft, nachdem die Drüse sich während derselben stark vergrössert hat. Aber erst nach der Entbindung stellt sich eine stärkere Absonderung des Secretes ein. Durch den Reiz des Säugens wird die Milchsecretion lange Zeit unterhalten. Findet eine Entleerung der Milch durch Säugen (oder bei Thieren durch Melken) nicht statt, so hört die Absonderung unter Resorption des Secretes allmählig auf. Während der Lactationsperiode sistirt gewöhnlich die Menstruation und setzt nach Aufhören der Absonderung wieder ein. Alle diese Thatsachen weisen darauf hin, dass die Milchsecretion unter dem Einfluss des

Nervensystems steht und dass dieses reflectorisch den Zusammenhang der Vorgänge in den Geschlechtsapparaten mit der Milchsecretion vermittelt. Trotzdem ist bis jetzt das Vorhandensein von Secretionsnerven nicht unzweifelhaft nachgewiesen. Eckhard hat an Ziegen den zur Drüse gehenden N. spermaticus externus durchschnitten und gereizt, ohne eine deutliche Einwirkung auf die Absonderung zu erkennen. Durch die Drüse hindurchgeleitete Inductionsströme sollen Absonderung bewirken (Becquerel). Es unterliegt auch wohl keinem Zweifel, dass psychische Erregungen einen Einfluss auf die Milchsecretion ausüben.

Die Erection der Brustwarze, welche beim Säugen eintritt, beruht nicht auf dem Vorhandensein von cavernösem erectilem Gewebe, sondern auf der Contraktion von glatten Muskelfasern derselben.

Chemische Zusammensetzung der Milch und Bildung der Bestandtheile. — In der Milch sind die wesentlichen organischen Bestandtheile das Casein, wenig Albumin oder Globulin, die Fette und der Milchzucker. In der Frauenmilch finden wir 2—3 % Casein, 2 ½—3 % Fette und 5 % Milchzucker. Wir finden darin ferner alle Salze des menschlichen Körpers, insbesondere Chloride und phosphorsaure Alkalien und Erden. Sie ist reich an Kali und Kalksalzen; sie enthält 0,78 % K_2O und 0,33 CaO (Bunge). (Die Milch als Nahrungsmittel, s. S. 272.) Die Milch der Frauen und Pflanzenfresser ist alkalisch, die der Fleischfresser reagirt sauer.

Die Zusammensetzung der Milch ist von der Nahrung abhängig. Durch eine Nahrung, welche viel C-Hydrate, insbesondere Stärke, enthält, wird die Menge des Milchzuckers, durch eine Nahrung, welche reich an Eiweiss ist, wird sowohl die Menge des Caseins als auch der Fette in der Milch vermehrt. Frauen nehmen in der Lactationsperiode neben ausreichenden Eiweissmengen besonders viel stärkemehlhaltige Nahrung zu sich, wodurch die Bildung des Milchzuckers befördert wird. Bei Fleischfressern ist die Milch concentrirter und enthält viel Fett und Casein, weniger Milchzucker; aber auch die Milch der Kühe enthält mehr Casein und Fett und weniger Milchzucker als die Frauenmilch. Mit der Dauer der Absonderung nimmt der Gehalt der Milch an festen Bestandtheilen ab. Zur Unterhaltung der Secretion ist die Aufnahme reichlicher Flüssigkeit erforderlich.

In den Drüsenzellen gehen chemische Processe vor sich, welche die organischen Bestandtheile der Milch aus denen des Blutes bereiten. Das Casein der Milch ist in dem Blute nicht als solches präformirt enthalten, muss also durch eine chemische Umsetzung aus den Eiweissen des Blutes erzeugt werden, vielleicht aus den Alkalialbuminaten, mit denen es am meisten verwandt ist. Ebenso sind die Butterfette, die Fette der Buttersäure, Capron-, Caprylsäure, Myristinsäure, welche neben den gewöhnlichen Fetten in der Milch enthalten sind, im Blute nicht präformirt. Man hat daher die Frage aufgeworfen, ob sich dieselben aus den mit der Nahrung zugeführten Fetten bilden oder aus anderen Nährsubstanzen. Es hängt diese Frage mit der der Fettbildung im Körper überhaupt zusammen und muss daher bei Erörterung dieses Vorganges nochmal zur Sprache gebracht werden. Hier sei nur bemerkt, dass eine Fettbildung im thierischen Körper sowohl aus dem zugeführten Nahrungsfett, wie aus den C-Hydraten, als auch aus den Eiweissen möglich ist. Was die Fette der Milch nun anbetrifft, so hat man fest-

gestellt, dass durch reichliche Zufuhr von Fett in der Nahrung der Fettgehalt der Milch nicht vermehrt wird (Ssubotin, Kemmerich). Nährenden Frauen ist auch eine fettreiche Nahrung nicht zuträglich. Es ist freilich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass auch Nahrungsfett in die Milch übergeht, da es sich auch als solches in den Geweben ablagern kann (s. 7. Cap. 2.). Gegen die Abgabe von Fetten aus dem Blute an die Milch hat man freilich geltend gemacht, dass dieselben nicht durch die Blutgefässwände hindurchtreten könnten, aber es wäre denkbar, dass ein Transport der Fetttröpfchen durch auswandernde Leucocyten in die Gewebe stattfände. Es ist zweitens eine Fettbildung im Körper aus C-Hydraten erwiesen, aber es ist nicht wahrscheinlich, dass die Milchfette aus ihnen gebildet werden, da eine Vermehrung der C-Hydrate in der Nahrung nicht die Fette, sondern hauptsächlich den Milchzucker in der Milch vermehrt. Die dritte Möglichkeit, die Bildung der Milchfette aus den Eiweissen der Nahrung, hat viel Wahrscheinlichkeit für sich; denn eine Vermehrung des Eiweisses in der Nahrung hat eine Vermehrung der Fette in der Milch zur Folge (Ssubotin, Kemmerich). Ferner spricht die Metamorphose der Secretionszellen in der Drüse dafür, dass eine Spaltung der Eiweisse im Protoplasma unter Bildung von Fetten vor sich geht. Die Zellen schwellen an, füllen sich mit Fetttröpfchen, und indem sie durch nachwachsende neue Zellen ersetzt werden, lösen sie sich ab und bilden mit ihrem Inhalt das Secret der Drüse. Man hat diesen Vorgang einem pathologischen Process, der fettigen Degeneration der Zellen, analog gesetzt, bei welchem anscheinend Eiweiss unter Fettbildung gespalten wird. Eine Schwierigkeit bei der Annahme eines solchen Vorganges in der Milchdrüse besteht allerdings darin, dass grosse Mengen N-haltiger Producte entstehen müssten, die in der Milch nicht vorkommen. Werden diese aber wieder resorbirt, so müssten sie die Harnstoffmenge vermehren, was wohl kaum der Fall sein dürfte. Es muss indess bemerkt werden, dass die vorliegende Frage nur im Zusammenhange mit der der Fettbildung überhaupt gelöst werden kann (s. 7. Cap. 2.).

Der Milchzucker der Milch wird wohl vornehmlich aus den C-Hydraten der Nahrung erzeugt. Dafür spricht, dass hierzu nur eine molekulare Umsetzung des im Blute enthaltenen Zuckers in den Milchzucker erforderlich ist und die schon angeführte Beobachtung, dass reichliche Mengen von C-Hydraten der Nahrung den Zucker in der Milch vermehren. Da indess Zuckerbildung in der Leber auch aus Eiweissen stattfinden kann, so kann aus diesen schliesslich der Milchzucker herstammen. Indess ist anzunehmen, dass immer der Blutzucker die directe Quelle des Milchzuckers ist.

Unter den Salzen sind die in grösseren Mengen vorkommenden Kali- und Kalksalze besonders bemerkenswerth, da der Organismus des Säuglings ihrer zum Wachsthum nothwendig bedarf. Bunge hat darauf hingewiesen, dass diese Salze im Blut, in welchem die Natronsalze vorwiegen, in viel geringerer Menge enthalten sind als in der Milch. Er fand ferner, dass die Gesammtasche neugeborener Thiere mit der der Milch in ihrer Zusammensetzung nahezu übereinstimmt. Die Drüsenzelle der Milchdrüse sammelt also aus dem anders zusammengesetzten Blute die Salze in den Mengenverhältnissen, in welchen sie der Säugling braucht. Bunge meint, dass diese eine Thatsache hinreiche, um

alle bisherigen Versuche einer mechanischen Erklärung der Drüsenthätigkeit zu widerlegen. Allerdings kennen wir die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Drüsenzellen nicht, vermöge deren sie im Stande sind, gewisse Salze aus dem Blute anzuziehen. Aber um zu einem Verständniss solcher merkwürdigen Zweckmässigkeiten in der organischen Natur zu gelangen, muss man auf die Entwicklungsprincipien der Darwin'schen Theorie zurückgreifen. Wenn, wie es wahrscheinlich ist, sich die Milchdrüsen phylogenetisch aus den Talgdrüsen der Haut herausgebildet haben, indem die Jungen die Gewohnheit annahmen, an gewissen Stellen der Bauchhaut der Mutter zu lecken, wie es heute noch bei den Monotremen geschieht, und wenn diese Ernährung den Thieren im Kampf ums Dasein einen Vortheil geboten hat, so wird dies auch schon in gewissem Grade der Fall gewesen sein, auch wenn die Milch noch nicht alle zur Ernährung nöthigen Stoffe enthielt und noch nicht ausschliessliche Nahrung des Neugeborenen sein konnte. Diejenigen Thiere aber, deren Milch sich in der Zusammensetzung einem vollkommenen Nährmittel am meisten näherte, werden die kräftigste Nachkommenschaft erzielt haben, und so hat durch natürliche Zuchtwahl in der Entwicklung der Säugethiere die Milch die Zusammensetzung eines so vollkommenen Nährmittels angenommen. Die Mechanik der hierbei in den Zellen stattgefundenen Vorgänge werden wir freilich so bald nicht ergründen.

Die Absonderungen der Geschlechtsdrüsen, die Eier und der Samen, welche dem Aufbau eines neuen Organismus dienen, sind so complicirte Gebilde, dass wir sie den gewöhnlichen Secreten und Excreten, welche keine lebenden Substanzen enthalten, nicht an die Seite setzen können. Diese und die aus ihnen sich entwickelnden Vorgänge müssen wir daher in dem besonderen Capitel von der Zeugung und Entwicklung (s. 13. Cap. A. 1., B. 1.) behandeln.

Siebentes Capitel.

Die Ernährung.

1. Die Nahrungsmittel.

Die Verluste, welche der Organismus durch den Stoffwechsel erleidet, müssen durch die zugeführten Nahrungsstoffe ersetzt werden, damit die Lebensfunktionen bestehen bleiben. Diese Stoffe sind in den Nahrungsmitteln enthalten, welche für den Menschen theils aus dem Pflanzen-, theils aus dem Thierreiche entnommen werden. Die Nahrungsstoffe sind im Wesentlichen: Eiweisse (und eiweissähnliche Körper), Kohlehydrate, Fette, Wasser und Salze.

Die Pflanzenfresser wandeln die vegetabilische Nahrung in ihrem Körper in animalische Stoffe um, die Fleischfresser nehmen nur diese in der Nahrung auf, der Mensch nimmt als Omnivore vegetabilische und animalische Nahrung in einer zweckentsprechenden Mischung auf. Die Zubereitung der Speisen hat den Zweck, ihre Verdaulichkeit zu erhöhen und ihren Geschmack zu verbessern. Das Kochen hat ausserdem den Nutzen, schädliche Keime und Parasiten zu tödten. Der Nährwerth eines Nahrungsmittels richtet sich nach dem Gehalt an Nährstoffen und nach dem Grade der Verdaulichkeit.

Vegetabilische Nahrung.

1. Die Früchte der Cerealien.

Das Mehl der Getreidekörner enthält 1. den Kleber, einen Eiweisskörper. Derselbe ist in Wasser unlöslich. Das Mehl, mit Wasser angeknetet, bildet daher eine klebrige Masse, den Teig. Beim Kneten desselben in einem Leinentuch unter Wasser geht die Stärke durch die Poren hindurch, während der Kleber als eine fadenziehende Masse zurückbleibt. In der Rindenschicht der Getreidekörner ist mehr Kleber enthalten als in den inneren Schichten. Daher ist das graue grobe Kleienbrod, welches auch die Hülsen der Körner enthält, eiweissreicher als das weisse feine Brod, aber wegen der aus Cellulose bestehenden Hüllen weit schwerer verdaulich als letzteres. Bei Personen mit kräftiger Ver-

dauung, welche viel Bewegung haben (Soldaten, Arbeiter) ist daher die Ernährung mit grobem Brod viel vortheilhafter.

Das Mehl enthält 2. die Stärke, welche in grosser Menge sich darin befindet, 3. geringe Mengen von Fett, 4. Salze, in denen Kali, Magnesia, Kalk und Phosphorsäure namentlich reichlich vorkommen. Dagegen sind wenig Natronsalze und Chloride darin vorhanden, wesshalb wir der Mehlnahrung genügende Mengen $ClNa$ zusetzen müssen.

Unter den organischen Bestandtheilen ist das Ferment, die Diastase, als besonders wichtig hervorzuheben. Dieses ist in der keimenden Gerste, dem Malz, sehr reichlich enthalten, wodurch der Malzextrakt zuckerbildend wirkt.

Von den Getreidesorten enthält das Mehl der Weizenkörner am meisten Eiweisskörper (N-haltige Substanz), ist daher am nahrhaftesten und auch am leichtesten verdaulich.

Die chemische Zusammensetzung der verschiedenen Getreidearten ist nach J. König folgende:

	Wasser	N-haltige Substanz	Stärke	Zucker	Gummi u. Dextrin	Fett	Cellulose	Asche
Weizen	13,56	12,42	64,07	1,44	2,38	1,70	2,66	1,79
Roggen	15,26	11,43	62,00	0,95	4,88	1,71	2,01	1,77
Gerste	13,78	11,16	62,25	1,56	1,70	2,12	4,80	2,63
Hafer	12,92	11,73	51,17	2,22	2,04	6,04	10,83	3,05
Mais	13,88	10,05	58,96	4,59	3,23	4,76	2,84	1,69
Reis (Kochreis)	14,41	6,94		77,61		0,51	0,08	0,45
Hirse	11,26	11,29	60,09	1,18	6,06	3,56	4,25	2,31

Von diesen sind Weizen, Roggen, Mais und Reis zur Ernährung des Menschen am meisten geeignet, während Gerste und Hafer wegen des hohen Cellulosegehaltes schwer verdaulich sind, daher meist als Nahrung für Thiere dienen. Der Mais zeichnet sich bei geringerem N-Gehalt durch höheren Fettgehalt aus. Der Reis enthält viel weniger Eiweisskörper als die anderen Getreidearten, aber viel Amylum und ist wegen des geringen Cellulosegehaltes sehr leicht verdaulich, daher ein gutes Nahrungsmittel für Kinder. Auch wird er in heissen Climaten (China) anderen Cerealien vorgezogen. Die Hirse enthält zwar ziemlich viel N und Amylum, doch ist sie wegen der grösseren Cellulosemenge wiederum schwer verdaulich. Bei der Herstellung der verschiedenen Arten von Grützen, Graupen, Gries u. s. w. wird ein grosser Theil Cellulose aus Hafer, Gerste u. s. w. entfernt.

Das wichtigste aus dem Getreidemehl bereitete Nährmittel ist das Brod. Bei der Zubereitung des Brodes kommt es darauf an, die Stärke in eine leicht verdauliche Form, in den Stärkekleister und das Dextrin, zu verwandeln und die Masse so aufzulockern, dass sie den Verdauungssäften leicht zugänglich wird. Zu diesem Zwecke wird das Mehl mit Wasser zu einem Teig angerührt und in gelinder Wärme stehen gelassen, wobei sich ein kleiner Theil der Stärke durch die Diastase in Zucker verwandelt. Dieser und der schon im Mehle enthaltene Zucker wird nun durch Zusatz von Sauerteig oder Hefe in

alkoholische Gährung versetzt und das geformte Brod beim Backen einer Temperatur von 200° C. ausgesetzt. Die durch die Gährung erzeugte CO_2 sowie der Alkohol entweichen und lockern das Brod hierdurch in hinreichendem Maasse auf, so dass es von kleinen Hohlräumen erfüllt ist. Der Stärkekleister wird zum Theil, namentlich in der braunen Rindenschicht, in (Stärkegummi) Dextrin verwandelt, eine in Wasser lösliche Substanz. Die Brodrinde ist daher keineswegs, wie vielfach geglaubt wird, schwerer verdaulich als die Krume, nur muss sie wegen ihrer Härte gut zerkaut werden. Legt man ein Stück Brodrinde in Wasser, so sieht man, dass sich die braune Kruste bald auflöst, während die Krume zurückbleibt.

2. Die Leguminosen.

Die Früchte der Leguminosen, die Bohnen, Erbsen, Linsen, enthalten beträchtliche Mengen von Legumin, einem Eiweisskörper, welcher dem Casein ähnlich ist. Bei Gegenwart von phosphorsauren Salzen ist es in Wasser löslich und wird durch Zusatz von Essigsäure aus dieser Lösung gefällt. Die Leguminosen enthalten etwa 22—24 % N-Substanz, 49—54 % N-freie Extraktivstoffe, hauptsächlich Amylum, und 4—8 % Cellulose. Sie sind daher wegen ihres hohen Eiweissgehaltes sehr werthvolle Nährmittel, aber in Folge des Cellulosereichthums in ihren Hüllen schwer verdaulich. Doch wird die Verdaulichkeit durch Entfernung der Hüllen sehr begünstigt. In den grünen Früchten findet sich auch der Inosit (s. Anhang).

3. Die Kartoffel.

Die Kartoffeln enthalten bei etwa 76 % Wasser, 20,5 % Stärke, nur sehr wenig Eiweiss (1,79 %) und 0,97 % Asche. Wegen ihres Mangels an Eiweiss können sie allein die Ernährung nicht unterhalten, aber sie sind in Verbindung mit anderer, namentlich der animalischen Nahrung zu einem sehr nützlichen und daher sehr verbreiteten Nahrungsmittel geworden. Sie sind bei dem geringen Cellulosegehalt leicht verdaulich.

4. Die Gemüse und das Obst.

Die Gemüse, bestehend aus Wurzeln und Blättern gewisser Pflanzen, enthalten mässige Mengen von Amylum, mehr oder weniger Zucker, an welchem die Möhren (Mohrrübe) namentlich reich sind, und ziemlich viel Salze, daneben dem Geschmack angenehme Substanzen und organische Säuren. Unter den Salzen ist das Eisen namentlich im Spinat in grösserer Menge vorhanden und daher dieser bei Chlorose neben Fleischnahrung wohl zu empfehlen.

Im Obst findet man mehr oder weniger grössere Mengen von Zucker, Levulose und Dextrose, wenig Amylum, ferner Pflanzensäuren, die Essigsäure, Citronensäure, Aepfelsäure, Weinsäure, Oxalsäure und besonders viele auf den Geschmack wirkende Substanzen (ätherische Oele).

5. Die Genussmittel.

Zu den Genussmitteln gehören 1. die alkoholischen Getränke, Wein, Bier, Branntwein, 2. der Kaffee, der Thee, die Gewürze.

Der Wein wird durch alkoholische Gährung des Weinmostes hergestellt. Die verschiedenen Weinsorten enthalten 7—10—24 % Alkohol. In den Weinen sind ferner mehr oder weniger Zucker, Weinsäure, etwas Glycerin und den Geruch (Bouquet) und Geschmack verleihende Aetherarten (Oenanthäther) enthalten. Die Rothweine besitzen Gerbstoff und Farbstoffe, welche in den Schalen der blauen Trauben enthalten sind.

Das Bier wird aus der keimenden Gerste bereitet. Der Malzextrakt enthält viel Diastase, wodurch das Amylum in Zucker und Dextrin verwandelt wird. Durch Hefe wird der Zucker in Gährung versetzt. Das Bier enthält neben dem Alkohol mehr oder weniger Dextrin und besitzt daher einen geringen Nährwerth. Zur Erhöhung des Geschmacks wird Hopfen hinzugesetzt, in welchem Bitterstoffe (Lupulin) enthalten sind. Der Alkoholgehalt des Biers beträgt 3—4 %. Die dunklen Biere enthalten mehr Dextrin als die hellen.

Der Branntwein besteht hauptsächlich aus Alkohol. Der reinste Branntwein wird aus der Destillation des Weins gewonnen und kommt als Cognac (60 % Alkohol) in den Handel. Dieser enthält auch die aromatischen Stoffe des Weins. Aus anderen zuckerhaltigen Früchten wird durch Gährung und Destillation der Kirsch- und Zwetschgenbranntwein dargestellt. Aus der Zuckerrohrmelasse (Jamaica) wird der Rum (35 % Alkohol) gewonnen. Auch aus Rübenmelasse wird er in Deutschland bereitet. Ferner werden aus stärkemehlhaltigen Rohstoffen, aus Kartoffeln, Roggen, Mais, Reis, nach Umsetzung der Stärke in Zucker durch Gährung Branntweine in verschiedener Qualität hergestellt. In diesen Branntweinen ist eine mehr oder weniger bedeutende Menge von Fuselöl, bestehend aus Amylalkohol, enthalten, welches besonders der Gesundheit nachtheilig ist. Sie enthalten 40—50 % Alkohol, der Kartoffelbranntwein am meisten Fuselöl, der Kornbranntwein viel weniger davon. Aus gegohrenem Reis wird der Arrac (53 % Alkohol) bereitet.

Der Kaffee, der Thee enthalten ein Alkaloid, das Coffein oder Thein (zu den Xanthinkörpern gehörig), welches in kleinen Dosen auf das Nervensystem anregend wirkt, in grösseren Dosen giftig ist. In dem Kaffee wiegen die Kalisalze, in dem Thee die Natronsalze an Menge vor. In beiden sind Gerbstoffe enthalten. Die Chocolade, aus dem Cacao hergestellt, enthält das dem Coffein ähnliche Theobromin, viel Fette, etwas N-haltige Substanzen und ist mit grösseren Mengen Zucker und Gewürzen versetzt. Sie besitzt daher einen gewissen Nährwerth.

Die Gewürze enthalten Stoffe, welche auf den Geschmack und die Secretion der Verdauungssäfte anregend wirken. Sie werden daher den Speisen in passenden Mengen zugesetzt, um dieselben schmackhafter und besser verdaulich zu machen. In den meisten Gewürzen, Nelken, Ingwer, Kümmel, Muskat u. s. w. sind ätherische Oele enthalten, in anderen scharf schmeckende Substanzen; im Pfeffer findet sich das Piperin, im Senfsamen ist myronsaures Kalium enthalten, welches sich beim Verreiben in warmem Wasser durch ein Ferment (Myrosin) in Senföl ($C_2H_5 \cdot N \cdot CS$), Zucker und schwefelsaures Kalium spaltet. Die Zwiebeln enthalten das scharf riechende Schwefelallyl $(C_3H_5)_2 \cdot S$. Aehnliche Substanzen enthalten auch die Rettige.

Animalische Nahrung.

1. Fleisch.

Unter den animalischen Nahrungsmitteln nimmt das Fleisch den ersten Rang ein. Die Hauptmasse des Fleisches besteht aus Muskelsubstanz, dazu kommen Bindegewebe, Fett und extrahirbare Stoffe des Knorpels und Knochens. Das elastische Gewebe ist unverdaulich.

Der wichtigste Bestandtheil des Muskelfleiches ist 1. der eigenthümliche Eiweisskörper desselben, das Myosin (s. 9. Cap. A. 3.), neben geringen Mengen von Serumalbumin und anderen Eiweissen. Hierzu gesellen sich 2. das Glutin des Bindegewebes, 3. mehr oder weniger Fett, 4. die N-haltigen Extraktivstoffe, das Kreatin und ihm verwandte Körper und die Inosinsäure, 5. die N-losen Extraktivstoffe, Glycogen, Zucker, Milchsäure, 6. Salze, inbesondere phosphorsaures Kali.

Rohes Fleisch. — Das Fleisch wird meistens in gekochtem oder gebratenem Zustande genossen. Das rohe Fleisch muss vor dem Geniessen sehr fein zerschabt werden, da es sich schlecht kaut, und wird auch in diesem Zustande nicht so schnell verdaut, als das weich gebratene Fleisch, weil das Bindegewebe zwischen den Fasern noch nicht in Leim verwandelt ist. Trotzdem wird es, da es am reichsten an Nährstoffen ist, mit Vortheil zur Ernährung verwendet, besonders wenn gegen zubereitetes Fleisch Widerwille besteht. Doch liegt die Gefahr der Aufnahme von lebenden Parasiten vor, und es ist daher Genuss von rohem Schweinefleich (Trichinen, Bandwürmer) gänzlich auszuschliessen.

Bei der Zubereitung des Fleisches gehen gewisse Veränderungen vor sich, welche für die Ernährung von Bedeutung sind.

Zubereitung. — Das Kochen des Fleisches geschieht so, dass man es mit kaltem Wasser aufsetzt und in demselben allmählig zum Kochen erwärmt. Das in dem Fleisch enthaltene lösliche Albumin und der grösste Theil der Extraktivstoffe und Salze treten hierbei in das Wasser, ebenso eine Menge von aus dem Bindegewebe stammendem Leim. Beim Kochen gerinnt das Albumin und wird als schmutzig grauer Schaum abgehoben. In der so gewonnenen Fleischbrühe, welche als solche oder als Suppe mit Zuthaten genossen wird, ist daher kein Eiweiss enthalten; aber als nährende Bestandtheile derselben sind der Leim, etwas Fett, Kreatin, Inosinsäure, Glycogen, Milchsäure und die Salze zu betrachten. Daraus erklärt sich die belebende und anregende Wirkung einer kräftigen Fleischbrühe. Diese nur dem erregenden Einfluss der Kalisalze auf das Herz zuzuschreiben, scheint mir verfehlt, da die schnelle Resorption der organischen Stoffe in ihren Lösungen doch einen Erfolg haben muss. Aber es ist einleuchtend, dass die Fleischbrühe wegen ihres Eiweissmangels niemals das Fleisch ersetzen kann.

Das gekochte Fleisch enthält noch den wichtigsten Bestandtheil desselben, das Myosin, in fest geronnenem Zustande. Es besitzt daher noch einen grossen Nährwerth, aber es ist wenig schmackhaft, weil aus ihm die Extraktivstoffe und Salze extrahirt sind, und es ist nicht leicht verdaulich, weil die Muskelfaser um so fester gerinnt.

je länger sie gekocht wird. Auch ist dadurch der Nährwerth vermindert, dass das leimgebende Gewebe zum grossen Theil extrahirt und als Leim in die Fleischbrühe übergegangen ist, wodurch das Fleisch leicht in Faserbündel zerfällt. Trotzdem ist das gekochte Fleisch mit dem passenden Zusatz von Salz, Gewürzen und Fett (Sauce) ein gutes Nährmittel bei gesunder Verdauung.

Nahrhafter und leichter verdaulich ist das gebratene Fleisch. Das Braten geschieht entweder dadurch, dass das Fleisch in kochendes Wasser gethan, oder, noch besser, dass es in Fett und wenig Wasser stark erhitzt wird. Es gerinnt dann in den äusseren Schichten das Albumin zu einer festeren Hülle, welche es verhindert, dass die Extraktivstoffe, Salze und das in Leim verwandelte Bindegewebe extrahirt werden. Hierbei behalten die Muskelfasern eine weichere Consistenz, zerfallen leichter in der Querrichtung, so dass sie der Einwirkung der Verdauungssäfte gut zugänglich sind.

Das Fleischextrakt, von J. v. Liebig hergestellt, wird durch Extraktion des rohen Fleisches mit kaltem Wasser bereitet. Die Eiweisskörper werden aus der Flüssigkeit durch Erhitzen entfernt, die Flüssigkeit wird zur Syrupconsistenz eingedampft. In derselben befinden sich demnach die Extraktivstoffe, namentlich Kreatin, Inosinsäure, Glycogen, Farbstoffe und Salze. Eiweiss und Leim darf darin nicht enthalten sein, weil sonst leicht Fäulniss eintreten würde. Das Fleischextrakt ist zu einem wichtigen und verbreiteten Mittel geworden, welches zur Herstellung von Fleischbrühe dient und als Zusatz zu Suppen verwendet wird. Man hat aber wohl zu beachten, dass es an sich noch nicht den Nährwerth einer natürlichen Fleischbrühe besitzt, da ihm die Leimsubstanzen und das Fett derselben fehlen. Es wird daher am besten zur Verbesserung der Fleischbrühe und als Zuthat zu Suppen verwendet.

Zur Bereitung von Suppen können auch Knochen, Knorpel und bindegewebige Bestandtheile des Fleisches benutzt werden, welche durch Extraktion besonders Leim geben. Durch Zusatz von Fleischextrakt erhalten diese Suppen den Nährwerth einer guten Fleischbrühe.

Man hat vielfach darüber discutirt, ob es zweckmässiger sei, das Fleisch zu braten, oder es zu kochen und die Fleischbrühe zu gewinnen. Hierfür lässt sich eine allgemeine Vorschrift nicht geben. Da das gebratene Fleisch entschieden nahrhafter, schmackhafter und leichter verdaulich ist als das gekochte, so ist es dem letzteren an sich vorzuziehen, besonders aber für Personen, welche eine sitzende Lebensweise führen und keine sehr kräftige Verdauung haben. Für die arbeitende Bevölkerung hingegen ist im Allgemeinen das gekochte Fleisch eine sehr zweckentsprechende Nahrung, da die Bereitung desselben bei gleichzeitiger Gewinnung der Fleischbrühe billiger ist als die des gebratenen Fleisches. Da ferner das gekochte Fleisch langsamer verdaut wird als das gebratene, so steigert es nicht so schnell wie dieses den Eiweissstoffwechsel des Körpers, was zur Erzeugung von Muskelarbeit nicht nothwendig ist und unterhält länger das Gefühl der Sättigung. — Mageres Ochsenfleisch hat folgende Zusammensetzung (König):

Wasser	N-Substanz (Eiweiss, Leim, Extraktivstoffe)	Fett	Salze
76,71	20,61	1,50	1,18

2. Die Milch.

Zusammensetzung. — Die Milch als Secret ist bereits oben (S. 262) behandelt worden. Die beste Nahrung für den Säugling ist die Frauenmilch; sie ist reich an Milchzucker und das Casein und Albumin derselben gerinnen im Magen zu feinen, leicht verdaulichen Flocken. Als allgemeines Nahrungsmittel dient die Thiermilch. Die Kuhmilch enthält mehr Casein und weniger Milchzucker als die Frauenmilch, sie muss daher mit Wasser verdünnt und mit Zucker versetzt werden, wenn sie für den Säugling als Surrogat der Frauenmilch verwendet werden soll. Aber abgesehen davon ist sie schwerer verdaulich als die Frauenmilch, weil das Casein derselben in viel dickeren, festeren Flocken im Magen gerinnt. Auch scheinen die specifischen Substanzen der Frauenmilch, welche sich wie die der Thiermilch durch den Geruch bemerkbar machen, nicht ohne anregenden Einfluss auf den Organismus des Säuglings zu sein. Es ist ferner ein grosser Nachtheil bei der Ernährung des Säuglings mit Thiermilch, dass in dieselbe leicht schädliche Keime hineingelangen können. Diese müssen daher durch sorgfältiges Kochen zerstört werden.

Die quantitative Zusammensetzung der Milch ist folgende (König):

	Wasser	Casein	Albumin	Fett	Milchzucker	Salze
Frauenmilch . .	87,09	0,63	1,31	3,90	6,04	0,49
		2,48				
Kuhmilch . . .	87,41	3,01	0,75	3,66	4,82	0,70
		3,41				
Ziegenmilch . .	86,91	2,87	1,19	4,09	4,45	0,86
		3,69				
Eselsmilch . . .	90,04	0,60	1.55	1,39	6.25	0,31
		2,15				

Hiernach kommt die Eselsmilch wegen des hohen Zucker- und geringen Caseingehalts der Frauenmilch in ihrer Zusammensetzung am nächsten und wird desshalb in Frankreich vielfach als Ersatz derselben verwendet. Die Bildung eines feinflockigen Gerinnsels im Magensaft ist wohl darauf zurückzuführen, dass in der Frauenmilch und Eselsmilch weniger Casein und mehr Albumin enthalten ist als in anderen Milcharten.

Eigenschaften. — Die Milch ist in frischem Zustande schwach alkalisch. Beim Erhitzen tritt keine Gerinnung ein, da das Casein und Albumin in alkalischen Flüssigkeiten beim Erwärmen nicht gerinnen. Dagegen bildet sich beim Erhitzen auf der Oberfläche eine Haut, welche aus Casein bestehen soll; unter dieser sammeln sich beim Kochen viele Gasblasen an, welche leicht ein Ueberkochen der Milch verursachen. Beim Stehen an der Luft wird die Milch allmählich sauer, indem der Milchzucker sich durch Gährung in Milchsäure verwandelt. Dies geschieht durch die Einwirkung eines Pilzes, des Bacterium lactis, dessen Keime in der Luft enthalten sind. Gleichzeitig findet durch die Einwirkung der Säure eine Gerinnung des Caseins statt. Die gleichmässig geronnene Masse zieht sich ähnlich wie der Blutkuchen zusammen und scheidet eine klare Flüssigkeit, die „saure Molke“, ab, in welcher die Milchsäure, etwas Albumin und die Salze aufgelöst enthalten sind. Das

geronnene Casein schliesst die Fettkügelchen der Milch in sich ein. In erhitzter und von der Luft abgeschlossener Milch tritt keine Säuerung und Gerinnung ein, so dass man sie hierdurch in geschlossenen Gefässen conserviren kann.

Auch ohne Milchsäuregährung kann Gerinnung in der Milch durch Zusatz von Laabmagen (der Kälber) hervorgerufen werden, und zwar durch die Gegenwart des Laabferments, welches im Magensaft enthalten ist. Das Laabferment ruft die Gerinnung des Caseins ohne Betheiligung einer Säure hervor, doch ist die Gegenwart von Calciumphosphat hierzu erforderlich (Hammarsten). Bei der Gerinnung durch Laab bildet sich die „süsse Molke", welche den Milchzucker enthält. Saure und süsse Molken werden zu Heilzwecken verwendet.

Aus dem geronnenen Casein wird durch weitere Behandlung der Käse, ein sehr wichtiges Volksnahrungsmittel, hergestellt. Er besteht aus einer an Eiweiss reichen Masse und aus mehr oder weniger Fett. Die Weichkäse sind wasserreicher als die Hartkäse und daher leichter verdaulich als letztere. Beim Reifen des Käses bilden sich aus dem Casein Spaltungsproducte und aus den Fetten Fettsäuren.

Aus der Milch wird ferner die Butter bereitet, welche aus den Milchfetten besteht. Beim Buttern zerplatzen die Caseinhüllen der Milchkügelchen und die Fette fliessen zusammen. Die übrig bleibende Buttermilch enthält neben dem Casein den Milchzucker und die Salze, besitzt demnach noch einen bedeutenden Nährwerth, ist aber wenig schmackhaft. Die reine Kuhbutter enthält (König):

Wasser	Palmitin	Stearin	Olein	Butyrin u. ähnliche Fette	Casein	Salze
11,83	16,83	35,39	22,93	7,61	0,18	5,22

Die Gegenwart der eigentlichen Butterfette aus den niederen Gliedern der flüchtigen Fettsäurereihe giebt der Butter den specifischen Geschmack und macht sie, wie es scheint, auch leichter verdaulich als andere Fette. In der Kunstbutter sind diese Fette nur in geringer Menge vorhanden.

Aus der Milch wird auch ein alkoholisches Getränk, der Kumys, von den Tartaren dargestellt, indem der Milchzucker zum Theil durch Hefe in alkoholische Gährung versetzt wird, zum Theil sich in Milchsäure umwandelt.

3. Die Eier.

Zur Nahrung dienen vornehmlich die Vogeleier, deren Zusammensetzung ziemlich die gleiche ist. Das Eiweiss enthält hauptsächlich Albumin und Salze; das Eigelb enthält ausserdem einen besonderen Eiweisskörper, das Vitellin, welches nach Lehmann ein Gemenge von Albumin und Casein sein soll, ferner Nuclein, Lecithin, Cholesterin und viel Fette, welche in feinen Fetttröpfchen, den Dotterkügelchen, emulgirt sind, einen gelben Farbstoff, Lutein, und Salze.

Das Hühnerei hat folgende procentische Zusammensetzung (König):

	Wasser	N-Substanz	Fett	N-freie Stoffe	Salze
Hühnerei .	73,67	12,55	12,11	0,55	1,12
Eiweiss . .	85,75	12,67	0,25	—	0,59
Eigelb . .	50,82	16,24	31,75	0,13	1,09.

Das Eigelb enthält demnach mehr Nährstoffe als das Eiweiss, insbesondere die P-haltigen Körper Lecithin, Nuclein und grössere Fettmengen. Es ist nicht nur nahrhafter als das Weisse, sondern auch leichter verdaulich als dieses.

Im Ei sind alle zum Aufbau des Körpers nothwendigen Stoffe enthalten. Auch unter den Salzen sind alle im Körper vorkommenden in geeigneten Mengenverhältnissen darin vorhanden. Das Eiweiss ist reich an Chloriden des Natriums und Kaliums, im Eigelb finden sich vorzugsweise phosphorsaure Salze und der grösste Theil des Eisens und Kalks. Ein Theil der Phosphorsäure, wahrscheinlich auch ein Theil des Eisens der Asche, gehört den organischen Verbindungen an.

2. Die Ernährung im Speciellen.

Hunger und Durst.

Die Aufnahme der Nahrung wird durch das Gefühl des Hungers und Durstes erregt. Das Hungergefühl wird zunächst durch die Leere des Magens hervorgerufen, und bei längerer Dauer durch die Empfindung der Schwäche in den Muskeln gesteigert. Das Gefühl des Durstes entsteht namentlich durch die Trockenheit der Mund- und Rachenschleimhaut bei Mangel an Wasser in den Säften des Körpers. Durch diese Allgemeinempfindungen wird das Nahrungsbedürfniss des Körpers geregelt. Das Gefühl der Sättigung entsteht nicht nur durch Füllung des Magens, sondern auch durch die Kräftigung des Körpers in Folge der schnellen Resorption. Die Anfüllung des Magens mit unverdaulichen Massen, z. B. mit Erde, hat nur vorübergehende Befriedigung zur Folge.

Der Stoffwechsel im Allgemeinen.

Beim Stoffwechsel findet im Grossen und Ganzen eine Oxydation der organischen Bestandtheile des Körpers zu Kohlensäure, Wasser und Harnstoff (oder ähnliche N-haltige Körper) statt.

Werden dem Körper gerade soviel Nährstoffe zugeführt, als in derselben Zeit verbrannt werden, so werden die Verluste durch den Stoffwechsel wieder ersetzt und der Körper befindet sich in dem Ernährungsgleichgewicht. Wird dem Körper im Hungerzustande keine Nahrung zugeführt oder ist diese nicht ausreichend, so nimmt das Körpergewicht continuirlich ab; erhält der Körper mehr Nährstoffe als er durch den Stoffwechsel zersetzt, so nimmt das Körpergewicht zu.

Bei Untersuchungen über den Stoffwechsel muss man die Menge und Zusammensetzung der zugeführten Nahrungsstoffe und die Menge des aufgenommenen Sauerstoffs mit der Menge und Zusammensetzung der ausgeschiedenen Excrete vergleichen. Hierbei hat man zu beachten, dass die Menge der vom Körper aufgenommenen Nährstoffe gleich der

Menge der zugeführten Nahrung minus der Menge der Excremente ist, da letztere im Wesentlichen die unverdauten, nicht resorbirten Reste der Nahrung enthalten und nur wenig wirkliche Excrete. Es ist ferner zu beachten, dass die mit der Nahrung aufgenommene Wassermenge als solche den Körper wieder verlässt und dass sich zu dieser Wassermenge diejenige hinzuaddirt, welche durch die Oxydation des Wasserstoffs der organischen Substanzen entsteht.

Um eine vollständige Bilanz des Stoffwechsels aufzustellen, muss die chemische Analyse der aufgenommenen Nahrung, des entleerten Kothes und Harns und die vollständige Messung des Gaswechsels mit Hilfe der Respirationsapparate ausgeführt werden. Eine solche Untersuchung ist zuerst von C. Schmidt und Bidder an einer Katze vorgenommen worden, welche durch Fleischnahrung im Ernährungsgleichgewicht erhalten wurde. Die Einnahmen und Ausgaben waren für 24 Stunden, auf 1 kg Körpergewicht reducirt, folgende:

1 kg Katze in 24 Stunden	H_2O	C	H	N	O	Salze	S
Einnahmen:							
1. 44,118 g Fleisch . .	32,957	6,209	0,851	1,390	2,184	0,441	0,086
2. 27,207 „ Wasser . .	27,207	—	—	—	—	—	—
3. 18,632 „ Sauerstoff .	—	—	—	—	18,632	—	—
Summa 89,957 g	60,164	6,209	0,851	1,390	20,816	0,441	0,086

1 kg Katze in 24 Stunden	H_2O	C	H	N	O	Salze	S
Ausgaben:							
1. 53,350 g Harn {2,958 Harnst. 0,409 Salze 0,106 SO_3}	49,877	0,592	0,197	1,380	0,853	0,409	0,042
2. 0,912 „ Fäces	0,718	0,075	0,010	0,002	0,031	0,032	0,044
3. 20,322 „ exsp. CO_2 . . .	—	5,542	—	—	14,780	—	—
4. 15,365 „ exsp. H_2O (Lunge u. Haut)	9,569	—	0,644	—	5,152	—	—
5. 0,008 „ N-Verlust . . .	—	—	—	0,008	—	—	—
Sa. 89,957 g	60,164	6,209	0,851	1,390	20,816	0,441	0,086

Verfolgt man in dem angeführten Beispiel für ein fleischfressendes Thier, bei welchem der Stoffwechsel sehr regelmässig abläuft und die Kothmenge eine sehr kleine ist, die Wege, welche die einzelnen chemischen Elemente der Nahrung einschlagen, so findet man Folgendes:

1. Der aus der Nahrung aufgenommene C betrug 6,209 (Fleisch) minus 0,075 (Fäces), gleich 6,134. Der grösste Theil desselben wurde in der CO_2 der Exspirationsluft wieder abgeschieden, gleich 5,542, der kleinere Theil desselben erschien in den Verbindungen des Harns, gleich 0,592.

Es wird also etwa $^9/_{10}$ des aufgenommenen C zu CO_2 verbrannt. $^1/_{10}$ geht in die organischen Verbindungen des Harns über. Ein geringer Antheil desselben ist auch in der CO_2 des Harns enthalten.

2. Der in den organischen Verbindungen der Nahrung minus dem in den organischen Verbindungen der Fäces enthaltene H betrug 0,851 — 0,010 = 0,841. Von diesem erschien in dem ausgeschiedenen Wasser 0,644 und in den organischen Verbindungen des Harns 0,197. Das hierdurch gebildete Wasser addirt sich zu dem getrunkenen und mit Harn, Athemluft und Schweiss wieder abgegebenen Wasser, welches im vorliegenden Fall 60,164 betrug. Die ausgeschiedene Wassermenge betrug also 60,164 + 0,644 + 5,152 (O im Wasser) = 65,960. Der Ueberschuss des ausgeschiedenen Wassers über das als solches aufgenommene war also 5,796, etwa $^1/_{10}$ des letzteren. Es ist gleichgültig, ob man diesen Antheil auf das Wasser des Harns oder die ex- und perspirirte Wassermenge vertheilt.

Der grösste Theil des mit den organischen Verbindungen aufgenommenen H, etwa $^4/_5$ desselben, wird zu H_2O verbrannt; etwa $^1/_5$ desselben geht in die organischen Verbindungen des Harns über.

3. Der durch die Athmung aufgenommene O betrug 18,632. Von diesem erschienen in der abgegebenen CO_2 14,780. Das Verhältniss $\frac{14.780}{18.632} = 0,8$ ist daher gleich dem respiratorischen Quotienten $\frac{CO_2}{O}$ (s. S. 154). Der Rest des O = 3,852 wurde demnach zur Verbrennung des H verwendet.

Der in den organischen Verbindungen aufgenommene O (2.184) erschien auch zum grösseren Theil in dem erzeugten Wasser wieder, hauptsächlich der in den C-Hydraten enthaltene, zum Theil in den organischen Verbindungen des Harns.

Es werden demnach etwa $^4/_5$ des geathmeten O zur CO_2-Erzeugung verbraucht, $^1/_5$ zur Bildung von H_2O.

4. Die aus der Nahrung aufgenommene N-Menge erscheint fast vollständig im Harn wieder. In dem angeführten Beispiele fehlen von 1,388 (1,390—0,002) nur 0,008. Dieses geringe N-Deficit ist augenscheinlich auf Abgabe durch die Haut, Wachsthum der Haare und andere geringe Verluste zu rechnen.

5. Der Schwefel der organischen Verbindungen, vornehmlich der des Eiweisses, erscheint zur Hälfte in den Schwefelverbindungen des Harns, zur Hälfte in den Fäces, was der Ausscheidung durch die Galle zuzuschreiben ist.

6. Die Salze werden zum grössten Theil durch den Harn wieder abgegeben.

Die aufgestellte Bilanz gilt zunächst nur für die Fleischnahrung. Bei einer Ernährung mit Fleisch und vegetabilischer Nahrung, welche aus Eiweiss, Fetten und Kohlehydraten besteht, ändert sich die Stoffwechselgleichung in gewissem Sinne, doch bleiben im Grossen und

Ganzen die Verhältnisse die gleichen. Es wird alsdann, wie später gezeigt werden wird, weniger Eiweiss im Körper verbrannt, es erscheint demnach weniger N im Harn im Verhältniss zum verbrannten C. Von Wichtigkeit ist die von Bischof, Voit und Pettenkofer festgestellte Thatsache, dass aller N der Nahrung im Harn wieder erscheint und dass das früher angenommene N-Deficit auf Irrthümern der Untersuchung beruht. Die kleinen durch Athmung, Schweiss, Horngebilde u. s. w. verlorenen N-Mengen kommen nicht wesentlich in Betracht. Es ist indessen in neuerer Zeit wieder behauptet worden, dass durch starke Schweissabsonderungen bei erhöhter Muskelarbeit nicht unerhebliche N-Mengen abgegeben werden können (Argutinski, Pflüger); doch sind die Untersuchungen hierüber noch nicht hinreichend abgeschlossen. Unter gewöhnlichen Bedingungen ist aber die N-Ausgabe ausser durch den Harn jedenfalls zu vernachlässigen.

Bei einer gemischten Kost aus animalischer und vegetabilischer Nahrung, wie sie der Mensch gewöhnlich geniesst, findet man ferner eine verhältnissmässig grössere Menge des C, etwa 45 %, in der CO_2 wieder, weniger in den organischen Bestandtheilen des Harns als bei der Fleischnahrung. Der respiratorische Quotient ist etwa 0,84. Nach Ranke ist bei einer normalen Ernährung des erwachsenen Menschen die Bilanz für den N und C folgende:

Einnahme in 24 Stunden			Ausgabe in 24 Stunden		
Nahrungsstoffe	N	C	Excrete	N	C
Eiweiss . . . . 100 g	15,5	53,0	Harnstoff . . . 31,5 g Harnsäure . . 0,5 „	14,4	6,16
Fett . . . . . 100 „	—	79,0	Fäces	1,1	10,84
Kohlehydrate . . 250 „	—	93,0	CO_2	—	208,00
Summa	15,5	225,0	Summa	15,5	225,00

In diesem Falle bestand demnach ein N- und C-Gleichgewicht der Ernährung. Bei normaler Ernährung des Menschen werden täglich auf 1 kg Körpergewicht etwa 0,21 g N und 3,03 g C abgeschieden. Das Verhältniss dieser beiden Grössen $\frac{C}{N}$ ist 14,5. Beim Fleischfresser dagegen ist $\frac{C}{N} = 4,4$. Aber auch beim Menschen nähert sich dieser Quotient bei nur reiner Fleischdiät dem letzteren Werth.

Der Hungerzustand (Inanition).

Um den Einfluss der verschiedenen Nahrungsstoffe auf die Ernährung kennen zu lernen, ist es nothwendig, den Stoffwechsel im Hungerzustande zu beobachten. Im Hunger nimmt das Körpergewicht beständig ab, da der Verbrauch der Stoffe im Körper andauert, so lange das Leben besteht. An Thieren hat man gefunden, dass der Tod eintritt, wenn etwa 0,4 des Körpergewichtes verloren sind. Der

Organismus verzehrt also in diesem Zustande die Stoffe der verschiedenen Organe. Bidder und Schmidt haben durch ihre Versuche an Katzen den Gewichtsverlust ermittelt, welchen die einzelnen Organe im Hunger erleiden. Sie bestimmten an normalen Thieren die procentischen Gewichte der Organe zum Körpergewicht und verglichen diese Werthe mit denen der verhungerten Thiere. Die Thiere lebten 13—18 Tage und konnten Wasser aufnehmen. Der Gewichtsverlust der Organe fällt etwas verschieden aus, je nachdem man die frischen wasserhaltigen Organe oder dieselben im wasserfreien Zustande wiegt. Genauere Werthe für diese Gewichtsverluste sind von Voit erhalten worden. Bei einer Katze waren dieselben nach 13tägigem Hunger folgende:

	1017 g Verlust vertheilen sich auf		Verlust von 100 g	
	frisches Organ	trockenes Organ	frischem Organ	trockenem Organ
Knochen	55	—	14	—
Muskeln	429	118	31	30
Leber	49	17	54	57
Nieren	7	1	26	21
Milz	6	1	67	63
Pancreas	1	—	17	—
Hoden	1	—	40	—
Lunge	3	1	18	19
Herz	0,3	—	3	—
Darm	21	—	18	—
Hirn und Rückenmark	1	0	3	0
Haut mit Haaren	89	—	21	—
Fettgewebe	267	249	97	—
Blut	37	5	27	18

Den grössten procentischen Gewichtsverlust erleidet das Fettgewebe, das fast vollständig aufgezehrt wird. An dem Gesammtverlust betheiligen sich die Muskeln am stärksten, wie auch das Fettgewebe, dann folgen die Haut, die Knochen, die Leber, das Blut und der Darm. Fast gar keinen Gewichtsverlust erleiden das Herz und die Centralorgane des Nervensystems. Diese leben als die wichtigsten Organe gewissermassen auf Kosten aller übrigen.

Bei dieser Gelegenheit mögen noch die procentischen Gewichtsverhältnisse einiger wichtiger Organe im frischen, wasserhaltigen, normalen Zustande angeführt sein (s. umstehende Tabelle).

Man sieht aus diesen Zahlen, dass der Fettvorrath beim Menschen (noch mehr bei Pflanzenfressern) im Allgemeinen ein grösserer ist als beim Fleischfresser. Die Muskeln nehmen die grösste Masse des Körpers ein und liefern auch beim Hungern die grösste Stoffmenge zur Unterhaltung des Stoffwechsels. Sie werden bis über die Hälfte ihrer gesammten Masse verzehrt, während das Fett fast gänzlich verbrannt wird.

Die Grösse der Ausscheidungen nimmt im Hungerzustande beträchtlich ab. Die N-Ausscheidung sinkt in den ersten Tagen schnell

Katze (Bidder und Schmidt)	%
Muskeln und Sehnen	45,0
Knochen	14,7
Haut	12,0
Fett und Mesenterium	3,8
Leber	4,8
Blut	6,0
Oesophagus, Magen, Darm	6,5
Gehirn und Rückenmark	1,9
Lunge	1,1
Niere	0,9
Milz	0,3
Pancreas	0,3
Herz	0,4
Andere Organe	2,3

Mensch (Bischof)	erwachsene %	neugeborene %
Skelett	15,9	17,7
Muskeln	41,8	22,9
Brusteingeweide	1,7	3,0
Baucheingeweide	7,2	11,8
Fett	18,2	20,0 (Fett und Haut)
Haut	6,9	
Gehirn u. Mark	1,9	15,8

Bemerkenswerth ist, dass das Gehirn (Kopf) des Neugeborenen ein 8mal grösseres Procentgewicht hat als das des Erwachsenen.

ab, bleibt dann auf einer geringeren Höhe stehen, bis alles Fett verzehrt ist, und sinkt zuletzt wieder stärker ab. Bei Pflanzenfressern nimmt sie im Verhältniss Anfangs nicht so schnell ab, als bei Fleischfressern, da erstere, indem sie von ihrem eigenen Fleisch zehren, sich gleichsam in Fleischfresser verwandeln. Im mittleren Stadium der Inanition ist die ausgeschiedene Stickstoffmenge etwa $^2/_5 = {}^1/_3$ der normalen. Die CO_2-Ausscheidung und O-Aufnahme fallen Anfangs nicht so stark als das Körpergewicht, etwa auf $^2/_3$ des normalen Werthes, im späteren Stadium nehmen sie mit diesem continuirlich ab. Die Ausscheidung der Chloride, Phosphate, Sulfate nimmt erheblich ab.

Die Körpertemperatur sinkt im letzten Stadium um mehrere Grade Celsius, der Tod erfolgt unter den Erscheinungen der Entkräftung und im comatösen Zustande wahrscheinlich durch Herzstillstand. Der Tod tritt bei Katzen und Hunden nach 3—4 Wochen, beim Menschen etwa nach 3 Wochen ein, doch schwankt diese Zeit erheblich nach dem vorherigen Ernährungszustande. Bei Wassermangel geht der Körper schneller zu Grunde.

Führt man im mittleren Stadium der Hungerperiode einem Thiere wieder Nahrung von normaler Zusammensetzung zu, so steigert sich der Stoffwechsel sofort, auch durch die kleinste Menge der Zufuhr. Daraus geht hervor, dass der Organismus nicht in dem Zustande des Stoffwechsels, in welchem er sich beim Hungern befindet, im Gleichgewicht erhalten werden kann, indem man ihm gerade soviel Stoffe zuführt als er ausgiebt. Jede Stoffzufuhr regt vielmehr in den Geweben den Stoffwechsel zur erhöhten Thätigkeit an. Ist daher die Zufuhr keine genügende, so bleiben die Ausgaben grösser als die Einnahmen, und das Körpergewicht nimmt, wenn auch langsamer als im Hunger, ab. Bei weiterer Steigerung der Nahrung nimmt die Differenz erst schneller, dann langsamer ab, und es stellt sich das Ernährungsgleichgewicht erst her, wenn in der Nahrung etwa $2^1/_2$—3mal soviel N im Eiweiss zugeführt wird, als in gleicher Zeit im Hunger ausgeschieden worden ist. Gleichfalls muss die zugeführte C-Menge etwa $1^1/_2$mal so gross sein, als im Hungerzustande verbrannt wird.

Ernährung mit einzelnen Nahrungsstoffen.

Kohlehydrate und Fette. — Es ist klar, dass nur solche Nahrungsstoffe den Organismus erhalten können, in welchen alle chemischen Elemente der Stoffwechselproducte vorhanden sind. Da nun die Kohlehydrate und die Fette keinen N enthalten, so können sie den N-Verlust des Körpers nicht decken. Ernährt man ein Thier ausschliesslich mit Kohlehydraten, Stärke, Zucker u. s. w., oder mit Fetten, oder mit beiden zugleich, so lebt es zwar länger als ohne Nahrung, aber es geht wie im Hunger unter beständigem Verlust des Körpergewichtes zu Grunde. Der Organismus fährt also unter diesen Umständen fort, das in ihm vorräthige Eiweiss zu zersetzen; diese Zersetzung geht nur etwas langsamer vor sich als im Hunger, weil die Kohlehydrate und Fette C und H zur Verbrennung darbieten und daher eine gewisse Menge Eiweiss vor der Zersetzung schützen. Aber keine noch so grosse Menge jener kann das Körpergewicht aufrecht erhalten, noch weniger einen Stoffansatz bewirken. Die Thiere magern beständig ab und verlieren schliesslich ihr eigenes Fett. Ein Fettansatz bei Zufuhr grosser Mengen von Fett und C-Hydraten kann nur ganz vorübergehend eintreten, oder dadurch, dass immerhin, wie in den Kartoffeln, kleine Eiweissmengen mit zugeführt werden.

Bei ausschliesslicher Ernährung mit Kohlehydraten nähert sich der respiratorische Quotient dem Werthe 1, da, wie schon früher bemerkt (s. S. 156), fast aller O zur Verbrennung des C verwendet wird, indem sich aus dem H_2 und O der Kohlehydrate Wasser bildet. In den Fetten dagegen ist weniger O enthalten, als zur Wasserbildung erforderlich ist. Sie vermögen daher einen stärkeren Oxydationsprocess zu unterhalten als die Kohlehydrate. Bei ausschliesslicher Ernährung mit grösseren Fettmengen stellen sich aber bald Verdauungsstörungen und Widerwillen ein, ebenso auch bei Kohlehydratnahrung, so dass die Thiere die Aufnahme solcher Nahrung verweigern und ihnen dieselbe nur künstlich beigebracht werden kann.

Eiweiss. — Unter allen Nahrungsstoffen ist das Eiweiss derjenige, welcher neben Wasser und Salzen alle zur Unterhaltung des Stoffwechsels nothwendigen Elemente des Organismus in derjenigen Verbindung enthält, in welcher sie zum Aufbau desselben dienen können. Das resorbirte Eiweiss ist im Stande, sowohl den Eiweissverlust des Körpers zu ersetzen, als auch in der Leber zur Bildung von Kohlehydraten und schliesslich auch, entweder durch letztere oder direct, zur Erzeugung von Fetten zu dienen. Es müsste daher vom theoretischen Gesichtspunkte aus möglich sein, den Organismus mit reinem Eiweiss zu ernähren. Der Ausführung des Versuchs stellen sich aber grosse Schwierigkeiten entgegen, weil es schwierig, ja fast unmöglich ist, ganz reine Eiweisskörper zu diesem Zwecke herzustellen. Tiedemann und Gmelin fütterten eine Gans mit reinem Hühnereiweiss (und Quarzsand); sie starb nach 46 Tagen, nachdem das Körpergewicht fast um die Hälfte abgenommen hatte. Magendie konnte Hunde durch Fütterung mit ausgewaschenem Fibrin nicht lange am Leben erhalten. Dagegen hat späterhin Voit gezeigt, dass man Hunde durch Fütterung mit grossen Mengen von fettfreiem Fleische lange Zeit im

Ernährungsgleichgewichte erhalten kann, besonders wenn sie reichlich Körperfett besitzen. Ein Hund von 30—35 kg Körpergewicht befindet sich im Ernährungsgleichgewicht, wenn er täglich 1500—1800 g Fleisch aufnimmt, also etwa $^1/_{20}$—$^1/_{25}$ seines Körpergewichtes. Durch sehr grosse Mengen von Eiweiss kann also der Stoffwechsel fast ausschliesslich unterhalten werden; aber es ist zu bedenken, dass in dem fettfreien Fleische immerhin nicht zu vernachlässigende Mengen Kohlehydrate (Glycogen) enthalten sind.

Eine ausschliessliche Ernährung mit Eiweiss oder mit sehr eiweissreicher Nahrung ist aber für den Organismus aus mehrfachen Gründen unzweckmässig. Wir wissen bereits (s. S. 248), dass bei einer Vermehrung des Eiweisses in der Nahrung die Harnstoffmenge entsprechend zunimmt. Es wird soviel Eiweiss, als resorbirt wird, auch im Körper zersetzt. Wenn nun die Nahrung nur oder fast nur aus Eiweiss besteht, so ist es nothwendig, sehr bedeutende Mengen davon aufzunehmen, um den zur Bildung von CO_2 und H_2O nöthigen C und H zu beschaffen, welche bei gemischter Kost, vornehmlich von Kohlehydraten und Fetten, geliefert werden. In Folge dessen muss der Darmcanal grosse Mengen Eiweiss verdauen, wodurch schliesslich Verdauungsstörungen verursacht werden. Ferner wird unter dieser Bedingung der Organismus mit einer übergrossen Menge von Harnstoff und ähnlichen Körpern beladen, welche als unnütze Zersetzungsproducte schädliche Wirkungen ausüben. Die Ernährung mit einer überwiegend eiweisshaltigen Kost ist daher unzweckmässig. Wir können eine Ernährung mit Eiweiss allein etwa damit vergleichen, dass wir einen Ofen oder eine Maschine, anstatt mit Holz oder Kohle, mit Getreidekörnern heizten. Nicht nur, dass eine solche Heizung sehr theuer wäre, sondern sie würde auch bei der grossen Menge des nöthigen Materials sehr viel lästige N-haltige Verbrennungsproducte geben, welche der Maschine nachtheilig sein würden.

Somit ist es weit zweckmässiger, dass der Organismus den zur Erzeugung von Wärme und Arbeit nöthigen C zum grösseren Theile aus den Kohlehydraten und Fetten bezieht und nicht aus den Eiweissen. D i e E i w e i s s e s i n d a b e r f ü r d e n O r g a n i s m u s u n e n t b e h r l i c h u n d k ö n n e n i n d e r N a h r u n g d u r c h k e i n e a n d e r e n N - h a l t i g e n K ö r p e r d e r N a t u r e r s e t z t w e r d e n. Sie können durch keinerlei Spaltungsproducte, die aus ihnen entstehen, und nicht einmal durch eiweissähnliche Körper, die Albuminoide, wie etwa den Leim (Glutin), vertreten werden. Der thierische Organismus ist nicht befähigt, wie dies bei den Pflanzen geschieht, Eiweisskörper durch Synthese herzustellen. Man hat versucht, Thiere mit Fetten, Kohlehydraten und Leim zu ernähren, aber immer sind dieselben unter den Erscheinungen der Inanition zu Grunde gegangen. Auch ein Zusatz von N-haltigen Spaltungsproducten, Kreatin, Tyrosin, oder von Fleischextrakt vermag den Verlauf der Inanition nicht aufzuhalten.

Es ist daher für jeden thierischen Organismus ein gewisses Minimum von Eiweiss in der Nahrung erforderlich, das nicht vermindert werden darf, ohne dass das Körpergewicht abnimmt, selbst wenn noch so viele Kohlehydrate, Fette oder andere Stoffe, wie Leim u. s. w., in der Nahrung vorhanden sind. Dieses Minimum richtet sich selbstverständlich nach dem Körpergewicht und muss auf die Einheit des-

selben reducirt werden. Es wird zu etwa 0,125 % (= 0,02 % N) des Körpergewichts täglich angegeben, richtet sich aber nach den Zuständen des Körpers und der Zusammensetzung und Menge der übrigen Nahrungsstoffe.

Die Unentbehrlichkeit des Eiweisses erklärt sich daraus, dass in dem lebenden Protoplasma der Zellen eine beständige Spaltung und Oxydation des Eiweisses stattfindet, welches ersetzt werden muss und nur durch Nahrungseiweiss ersetzt werden kann.

Gemischte Kost.

Aus dem Vorangegangenen ergiebt sich, dass wie es auch die Erfahrung lehrt, dem Organismus eine sog. gemischte Kost, welche aus einer gewissen Menge von Kohlehydraten, Fetten und Eiweisskörpern, neben einigen anderen Stoffen, dem Wasser und den Salzen, zusammengesetzt ist, am zuträglichsten sein muss. Diese Kost wird am besten für den Menschen aus den Producten des Pflanzenreichs und des Thierreichs in passenden Mengenverhältnissen bereitet.

Die Zusammensetzung einer solchen Nahrung kann innerhalb gewisser Grenzen schwanken. Pettenkofer und Voit stellten an einem Arbeiter N-Gleichgewicht bei folgender gemischter Kost fest:

Einnahme			Ausgabe		
Wasserfreie Nahrungsstoffe	N	C	Excrete	N	C
Eiweiss . . 137 g	19,5 g	315,5 g	Harn	17,4 g	12,6 g
Fett . . . 117 „	—		Fäces	2,1 „	14,6 „
Kohlehydrate 352 „	—		Respiration . . .	—	248,6 „
606 g	19,5 g	315,5 g		19,5 g	275,8 g

Diese Kost war, wie man aus der Bilanz des N und C sieht, eine vollkommen ausreichende, es wurden sogar 315—275,8 = 39,2 g C im Körper zurückbehalten, woraus man schliessen kann, dass etwas Fett angesetzt worden ist.

Ranke hat an sich selbst bei folgender gemischter Kost N- und C-Gleichgewicht beobachtet (vergl. S. 277):

Einnahme			Ausgabe		
Wasserfreie Nahrungsstoffe	N	C	Excrete	N	C
Eiweiss . . 100 g	15,5 g	53 g	Harn	14,4 g	6,16 g
Fett . . . 100 „	—	79 „	Fäces	1,1 „	10,84 „
Kohlehydrate 250 „	—	93 „	Respiration . . .	—	208,00 „
450 g	15,5 g	225 g		15,5 g	225,00 g

Es ist zu beachten, dass genannte Nahrungsstoffe im wasserfreien Zustande gemessen sind. Im letzteren Falle kommen zu diesen noch 2600 g Wasser und 25 g Salze.

Ueber die Quantität der Nahrung an festen und flüssigen Stoffen und die Vertheilung auf die Excrete hat Barral bei einer gemischten Kost im Ernährungsgleichgewicht folgende Messung angestellt:

Körpergewicht	Einnahmen	Ausgaben in 24 Stunden
47,5 kg	2755,0 g Nahrung { 691,0 feste Best. / 2064,0 H_2O } 1061,5 „ O	1287,8 g H_2O durch Haut u. Lungen 1230,9 „ CO_2 durch Athmung 1265,0 „ Harn und Excremente 32,8 „ Verlust
	3816,5 g	3816,5 g

Die absolute Menge der Nahrung richtet sich natürlich cet. par. nach dem Körpergewicht.

Sie ist ferner vom Alter abhängig. Auf 1 kg Körpergewicht kommen beim Erwachsenen nach obigen Messungen etwa zwischen 8—14 g trockene Nahrungssubstanzen.

Bei kleineren Individuen ist dieser relative Werth offenbar höher als bei grösseren. Kinder haben bekanntlich ein weit grösseres Nahrungsbedürfniss als Erwachsene, weil ihr Stoffwechsel ein lebhafterer ist, da sie sich mehr bewegen und mehr Wärme ausgeben; der relative Werth der Nahrungsmenge muss daher bei ihnen sehr viel grösser sein als bei Erwachsenen. Dieser Umstand sollte bei der Erziehung wohl beachtet werden.

Bedeutung und Werth der Nahrungsstoffe.

Der grösste Theil der Organsubstanzen des thierischen Körpers besteht aus Eiweiss. Dasselbe bildet den wesentlichen Bestandtheil des Protoplasmas aller Organzellen. Aus diesem Grunde hat Justus v. Liebig die Eiweisskörper die plastischen Nahrungsstoffe genannt; sie sind dazu bestimmt, um sich durch Assimilation in das Eiweiss der lebenden Zellen oder, wie Pflüger sich ausdrückt, in das „lebendige Eiweiss“ zu verwandeln. Hingegen nannte Liebig die Kohlehydrate und Fette die „respiratorischen Nahrungsstoffe“, indem er betonte, dass diese vorzugsweise durch den eingeathmeten Sauerstoff der Verbrennung zu CO_2 und H_2O anheimfallen. Diese Eintheilung ist zwar keine ganz streng gültige und hat mannigfachen Widerspruch erfahren, aber trotzdem hat sie sich als eine im Grossen und Ganzen richtige erwiesen. Man muss nur, was auch Liebig nicht entging, hinzufügen, dass je nach Umständen auch ein kleinerer oder grösserer Theil der Eiweisse zur CO_2- und Wasserbildung beiträgt.

Eiweiss. — Was die Bedeutung der Eiweisse anbetrifft, so geht diese ja aus der Unentbehrlichkeit derselben in der Nahrung unmittelbar hervor. Diese Unentbehrlichkeit beruht darauf, dass die thierische Zelle nicht die Fähigkeit besitzt, aus irgend welchen anderen Stoffen

die lebendige Substanz zu erzeugen. Das Eiweiss der lebenden Zelle, oder kürzer das „lebendige Eiweiss“ (Pflüger) unterliegt aber einem beständigen Stoffwechsel und muss in gewisser Menge immer wieder ersetzt werden, wenn nicht Tod der Zelle eintreten soll.

Man hat nun aus der Intensität des Eiweissstoffwechsels unter verschiedenen Ernährungszuständen zu ermitteln gesucht, in welcher Weise derselbe vor sich geht und an welchem Orte er stattfindet. Wir wissen, dass die Menge des zersetzten Eiweisses sich ganz nach der Menge des resorbirten Eiweisses richtet, und dass das überschüssig aufgenommene Eiweiss sehr schnell in seinen Zersetzungsproducten wieder aus dem Körper ausgeschieden wird. Werden grössere Mengen Eiweiss mit der Nahrung aufgenommen, so wächst innerhalb 24 Stunden die Harnstoffausscheidung dem entsprechend höher an. Das überschüssig zugeführte Eiweiss wird schnell zersetzt und wird nicht als Organsubstanz abgelagert. Voit hat aus diesem Grunde zwei Arten von Eiweiss im lebenden Körper unterschieden. Die eine nennt er das Organeiweiss, d. h. das Eiweiss der lebenden Zellsubstanz, die andere das circulirende Eiweiss, z. B. das Eiweiss des Blut- und Lymphplasmas, der Gewebsflüssigkeiten. Er nimmt an, dass nicht nur das Organeiweiss, sondern auch das circulirende Eiweiss einem Stoffwechsel unterliege. Daraus glaubt Voit erklären zu können, warum bei Zufuhr überschüssigen Eiweisses die Zersetzung desselben in Harnstoff so schnell erfolgt, indem er meint, dass dieses Eiweiss nicht erst in Organeiweiss verwandelt wird, sondern dass es bereits als circulirendes Eiweiss zersetzt wird. Nach dieser Theorie wird im Hungerzustande erst ein grosser Theil des circulirenden Eiweisses aufgezehrt und dann erst das Organeiweiss angegriffen; die Spaltung des Organeiweisses erfolgt aber nach Voit viel langsamer als die des circulirenden, woraus sich erklären würde, dass im Hungerzustande die Eiweissspaltung so sehr herabsinkt.

Dieser Voit'schen Lehre ist aber in neuerer Zeit von Pflüger mit Recht die fundamentale Thatsache entgegengehalten worden, dass der Stoffwechsel einzig und allein an die Thätigkeit der lebenden Zelle geknüpft ist, und dass daher die Zersetzung des Eiweisses nur in den Zellen als Organeiweiss erfolgen kann, nicht in den circulirenden Säften. Das circulirende Eiweiss ist vielmehr nur als das Material anzusehen, aus welchem die Zelle das Organeiweiss bezieht und bereitet. Der schnelle Wechsel in der Intensität des Eiweissstoffwechsels hat aber nach dieser Anschauung nichts Widersprechendes. Die Schnelligkeit der Eiweisszersetzung in der lebenden Substanz ist innerhalb gewisser Grenzen nahezu proportional der dargebotenen Eiweissmenge. Bei Zufuhr grosser Eiweissmengen steigt daher die Eiweissspaltung sehr schnell an, und es wird von dem dargebotenen Eiweiss für gewöhnlich nur wenig als plastisches Material angesammelt. Das letztere kann aber, wie wir sehen werden, unter Umständen in erheblichem Maasse der Fall sein. Ebenso vermindert sich die Eiweissspaltung in den lebenden Zellen, sobald ihnen nur geringere Mengen zugeführt werden, und im Hungerzustande, in welchem die Eiweissmenge der Zellen abnimmt, sinkt auch dementsprechend die Schnelligkeit der Spaltung. Bei einem gewissen Minimum des Eiweissgehaltes der Zellen tritt der Tod derselben ein. Die Abhängigkeit des Eiweissstoffwechsels der Zellen

vom Eiweissgehalt derselben lässt sich durch folgende Curve ausdrücken. Die Abscisse E sei die vorhandene Eiweissmenge der Zelle, die Ordinate S die Grösse des Stoffwechsels. Beim Minimum des Eiweissgehaltes ε erlischt der Stoffwechsel, von da ab wächst er erst langsam, dann schnell nahezu proportional dem Eiweissgehalt e bis zu einem Maximum S, welches nicht überschritten werden kann, auch wenn die zugeführte Eiweissmenge grösser würde. Wird alsdann noch mehr Eiweiss aufgenommen, so findet bis zu einer gewissen Grenze ein Ansatz von Eiweiss resp. Fleisch im Körper statt, wobei Wachsthumprocesse sich betheiligen (Zellenvermehrung). Um eine Vorstellung von dem in der lebenden Substanz stattfindenden Vorgange zu geben, nehme ich an, dass das complicirte Molekül derselben einen Kern enthält, welcher concentrische Schichten von umgebenden Eiweissmolekülen bindet, und zwar in einer mit ihrer Entfernung abnehmenden Stärke. Der minimale Eiweissgehalt ε entspricht daher dem Eiweissgehalt des Kernes, welcher nicht mehr durch Stoffwechsel gespalten werden kann. Je weiter entfernt aber die eingelagerten Eiweissmoleküle vom

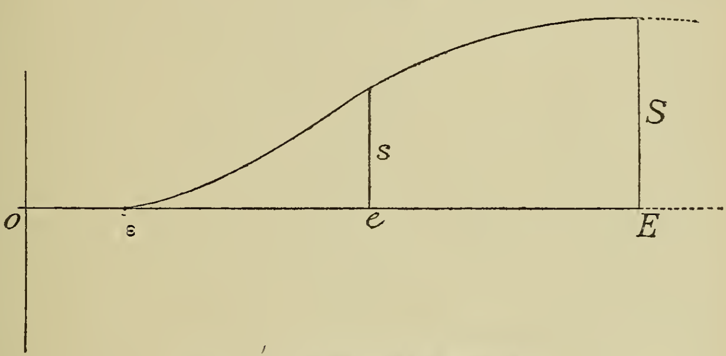


Fig. 63. Curve des Eiweissstoffwechsels.

Kern sind; um so leichter und schneller unterliegen sie der Spaltung und Oxydation. Diese Anlagerung findet nur bis zu einem gewissen Maximum statt. Ferner werden nach dieser Anschauung auch Atomgruppen der Kohlehydrate oder Fette angelagert, die dann die Eiweissmoleküle bis zu einer gewissen Grenze ersetzen können.

Kohlehydrate und Fette. — Die Bedeutung der Kohlehydrate und Fette für die Ernährung kann nur ermittelt werden, wenn gleichzeitig eine genügende Zufuhr von Eiweiss stattfindet, da sie für sich allein den Organismus nicht zu ernähren vermögen. Die Beobachtung hat gelehrt, dass der Organismus sehr grosse Mengen von Eiweiss verbraucht, wenn er mit diesem allein erhalten werden soll, dass aber viel kleinere Mengen von Eiweiss nöthig sind, wenn der Nahrung gleichzeitig Kohlehydrate und Fette oder wenigstens eines von beiden zugesetzt wird. An die Stelle einer Eiweissmenge können wir also eine gewisse Menge Fett oder Kohlehydrate setzen. Voit hat am Hunde diese Quanta gemessen. Er erhielt einen Hund von 30—35 kg mit 1800 g fettfreiem Fleisch im Ernährungsgleichgewicht und fand, dass das Thier mit 800 g Fleisch und 150 g Fett ebenfalls im Ernährungsgleichgewicht verblieb. Es wurden also 1000 g Fleisch in diesem Falle

durch 150 g Fett ersetzt. Ebenso konnten diese 1000 g Fleisch mit demselben Erfolge durch eine viel geringere Quantität Brod ersetzt werden, wobei die Stärke desselben das Eiweiss ersparte. Es lässt sich leicht ausrechnen, dass die 1000 g Fleisch im Eiweiss kaum so viel C zur CO_2-Bildung darboten als die 150 g Fett. Es enthalten nämlich 1000 g Fleisch etwa 200 g Eiweiss, welches etwa 53 % C hat. Von diesen 53 % C erscheinen aber etwa 7 % im Harnstoff, so dass etwa 46 %, demnach im Ganzen 2 · 46 = 92 g C des Fleisches, zur CO_2-Bildung verwendet werden konnten. Die 150 g Fett aber enthalten (bei 76,5 % C) etwa 115 g C, welche ausschliesslich durch die Athmung zu CO_2 verbrannt werden. Man ersieht also daraus, dass die 1000 g Fleisch bei der reinen fettfreien Fleischnahrung gleichsam als Ballast wirkten, indem sie neben der nöthigen CO_2 eine für das Leben unnütze und sogar lästige Menge Harnstoff bildeten und den Verdauungstractus unnöthig beschwerten.

Während die Fleischfresser vorzugsweise Eiweiss und Fett und nur wenig C-Hydrate in der Nahrung zu sich nehmen, besteht die Nahrung der Pflanzenfresser vorzugsweisse aus Eiweiss und Kohlehydraten und nur wenig Fetten. Um das Fett vollständig zu ersetzen, ist eine grössere Menge C-Hydrate erforderlich, wie sie in der Pflanzennahrung enthalten ist. Während das Fett 76,5 % C enthält, enthält die Stärke nur 44,4 % C, und während die Stärke bereits so viel O enthält, um mit H Wasser zu bilden, verbrennt ein grosser Theil des Fettes zu Wasser. Das Fett hat also, als besseres Brennmaterial wie Stärke, an sich einen grösseren Nährwerth als diese. Aber da das Fett viel schwerer verdaulich ist als die Stärke, ist es für die Ernährung des Menschen am zweckmässigsten, der Nahrung eine grössere Menge von Stärke und eine verhältnissmässig kleine Menge Fett zuzusetzen. Die nordischen Völker hingegen, Eskimos u. s. w., welche fast ausschliesslich von Fisch und Fleisch leben, nehmen viel Fett und wenig C-Hydrate zu sich. Diese Ernährung ist auch desshalb angemessen, weil ihnen das Fett ein besseres Brennmaterial zur Erzeugung von Wärme liefert. Südliche Völker bevorzugen dagegen die C-Hydrate in der Nahrung. Wir ersehen also, dass die Ergebnisse der Erfahrung über die Zusammensetzung der gemischten Kost sich durch die Theorie vollständig begründen lassen.

Leim. — Von Wichtigkeit ist ferner noch die Bedeutung des Leims in der Nahrung. Wir wissen bereits, dass der Leim das Eiweiss in der Nahrung nicht ersetzen kann, obgleich er nahezu dieselbe procentische Zusammensetzung besitzt wie die Eiweisse. Aber da er dem Eiweiss ziemlich nahe steht, so kann er doch einen grösseren Theil des Eiweisses in der Nahrung vertreten, und man kann durch Zusatz von Leim die zum N-Gleichgewicht erforderliche Eiweissmenge erheblich vermindern. Voit fand, dass, wenn der untersuchte Hund, statt 800 g Fleisch und 150 g Fett, nur 400 g Fleisch, 150 g Fett und 250 g Leim erhielt, er ebenfalls im N-Gleichgewicht verblieb. Der Leim, den wir mit dem Fleische, der Fleischbrühe oder in Speisen als Gelatine geniessen, ist demnach ein nützlicher und zuträglicher Nahrungsstoff, besonders da er als löslicher Körper leicht resorbirt wird. Es ist von Einigen (Moleschott) auch behauptet worden, dass der Leim das Eiweiss vollständig ersetzen könne, weil

Hunde lange Zeit mit Knochen allein gefüttert werden können. Aber dieser Beweis ist sehr mangelhaft, da die Knochen, wenn sie auch hauptsächlich aus leimgebender Substanz, Ossein, bestehen, doch kleine Eiweissmengen in ihren Zellen enthalten, abgesehen von dem Eiweiss anhängender Gewebe (Periost, Bindegewebe). L. Hermann hat Thiere mit Stärke, Fett und reinem Leim gefüttert und gesehen, dass sie durch Inanition zu Grunde gingen. Es liegt daher kein Beweis dafür vor, dass sich im thierischen Körper aus Leimsubstanz Eiweiss bilden könne. Dies ist auch aus chemischen Gründen desshalb unwahrscheinlich, weil der Leim mehr O enthält, als das Eiweiss, und obgleich der thierische Körper einige Reductionen zu vollziehen vermag, so ist doch eine Reduction solcher Art nicht wohl denkbar. Dass dagegen die leimgebende Substanz aus Eiweiss sich bildet, ist unzweifelhaft, da dies bei der Entwicklung aus dem Ei und beim Wachsthum offenbar geschieht, zumal die Pflanzenfresser keinen Leim mit der Nahrung aufnehmen. Die Ernährung mit Leim kann indess unter Umständen vortheilhaft sein, z. B. bei Reconvalescenten, welche noch nicht viel Eiweissnahrung vertragen können, unter Zusatz kleiner Mengen von Pepton (Peptongelatine). Eine ähnliche Rolle wie der Leim spielen auch die N-haltigen Extraktivstoffe des Fleisches, Kreatin und andere ähnliche Körper, doch haben sie nicht den gleichen Nährwerth wie jener.

Die Nahrung. — Der Mensch entnimmt, um das richtige Verhältniss der einzelnen Nahrungsstoffe, der Eiweisse, Kohlehydrate und Fette in der Nahrung herzustellen, am besten seine Nahrung aus einer geeigneten Mischung der Pflanzen- und Thierstoffe. Der grössere Theil des Eiweisses wird am besten aus der animalischen Nahrung bezogen, weil die thierischen Eiweisse leichter verdaulich sind als die Pflanzeneiweisse. Die Fette werden meist als Organfette und Butterfette den animalischen Lebensmitteln entnommen, in südlichen Ländern auch mehr den Pflanzenölen (Olivenöl). Die C-Hydrate liefert das Mehl der Cerealien, die Kartoffel u. s. w., am reichlichsten als Stärke, Zucker u. s. w. Man ersieht aus obigen Betrachtungen klar, dass eine einseitige Ernährung mit Pflanzennahrung dem menschlichen Organismus nicht zuträglich sein kann. Um mit ausschliesslicher Pflanzenkost die zum N-Gleichgewicht erforderliche Eiweissmenge aufzunehmen, dazu gehören sehr erhebliche Quantitäten von vegetabilischer Nahrung, selbst wenn sie in gut zubereitetem Zustande aufgenommen wird. Hierbei wird aber dem Darm zugleich eine unnöthig grosse Menge von Stärke und besonders eine die Verdauung sehr erschwerende grosse Menge von Cellulose zugeführt, welche durchaus nachtheilig einwirken müssen. Die Bestrebungen der Vegetarianer, welche dem Menschen nur vegetabilische Kost gestatten wollen, sind daher auf das Entschiedenste zu verwerfen. Der Darm des Menschen ist nicht wie der des Pflanzenfressers darauf eingerichtet, grosse Nahrungsmengen zu verarbeiten, um daraus die nöthige Eiweissmenge neben den übrigen Nahrungsstoffen zu extrahiren. Wenn wir dem Darm auf die Dauer eine so grosse Arbeit zumuthen würden, so würde dies nur auf Kosten der Leistungen anderer Organe, namentlich der des Gehirns, geschehen können, und eine Bevölkerung, welche nur auf vegetabilische Nahrung angewiesen wäre, müsste unstreitig in der Cultur zurückgehen. Die Hindu und Chinesen, welche

meist von Pflanzenkost leben, sind in der That auf einer niederen Culturstufe stehen geblieben, so alt ihre Cultur auch ist. Auch die Muskelleistungen können bei ausschliesslich vegetabilischer Kost auf die Dauer keine so grossen sein, als bei gemischter Nahrung, denn gerade die Muskeln sind es, in denen der Eiweissstoffwechsel am lebhaftesten erfolgt, wenn er auch bei der Arbeit nicht erheblich über den Ruhestoffwechsel gesteigert wird. Auch der Arbeiter bedarf daher in seiner Nahrung eines Eiweissgehaltes (100—150 g täglich), welcher ohne Nachtheil für die Gesundheit und Kraft des Körpers nicht vermindert werden darf, und es ist daher vortheilhaft, wenn derselbe neben einer grösseren Menge vegetabilischer Kost auch eine mässige Quantität Fleisch geniessen kann. Um die Leistungsfähigkeit des Soldaten zu erhalten, ist eine tägliche angemessene Fleischration nicht zu entbehren (1/3—1/2 Pfund). Dem widerspricht keineswegs, dass vorübergehend und selbst längere Zeit die Fleichnahrung ohne Schaden entbehrt werden kann.

Dem entgegen ist eine zu grosse Bevorzugung animalischer Nahrung, wie sie nicht selten in der wohlhabenden Bevölkerung vorkommt, ebenfalls zu verwerfen. Denn, wie schon oben bemerkt, erzeugt das Eiweiss, wenn es in zu grosser Menge in der Nahrung enthalten ist, eine unnöthige Menge von N-haltigen Zersetzungsproducten, Harnstoff, Harnsäure und ähnlichen Körpern, deren Bildung in solchen Massen zur Entstehung von Wärme und Arbeit nicht erforderlich ist und deren Gegenwart in den Säften, dem Blute, der Lymphe in erheblicher Menge als schädlicher Ballast betrachtet werden muss. Nicht nur, dass auch hierdurch dem Magen und Darm eine zu grosse Arbeit aufgebürdet wird, es werden auch die Nieren dabei in erhöhtem Maasse in Anspruch genommen. Es ist auch nicht unwahrscheinlich, dass unter diesen Bedingungen die Entstehung mancher Krankheiten, wie der Gicht, des Scorbuts, begünstigt wird.

Die Zusammensetzung der Nahrung muss für Kinder und Erwachsene eine verschiedene sein. Kinder bedürfen, namentlich in der Periode starken Wachsthums, einer verhältnissmässig grösseren Nahrungsmenge als Erwachsene, wie schon oben begründet ist. Es darf desshalb die Eiweissmenge in ihrer Nahrung nicht zu gering sein; sie muss so gross sein, dass neben dem Eiweissstoffwechsel noch der Bedarf an plastischem Material zum Wachsthum der Organe hinreichend gedeckt ist. Doch wäre es falsch, daraus zu schliessen, dass das Eiweiss in der Nahrung der Kinder in demselben Verhältniss vertreten sein müsse, wie in der der Erwachsenen, vielmehr müssen die C-Hydrate in der Nahrung der Kinder erheblich vermehrt werden, weil diese am besten zur Unterhaltung lebhafter Bewegung und starker Wärmebildung geeignet sind. Kinder brauchen daher verhältnissmässig nicht so viel Fleischnahrung als Erwachsene, und es ist unnütz, ihnen dieselbe aufzuzwingen. Sie bevorzugen auch instinktmässig die Brodnahrung und die Mehlspeisen, in denen sie neben hinreichenden Eiweissmengen grössere Mengen Stärke zu sich nehmen. Doch ist daneben eine mässige Fleischmenge von grossem Vortheil.

Für das Verhältniss von Fett und C-Hydraten in der Nahrung lässt sich eine feste Regel nicht aufstellen. Die Erfahrung lehrt, dass sie sich gegenseitig innerhalb weiter Grenzen vertreten können. Ab-

gesehen vom individuellen Verhalten scheint es zweckmässig, in der kälteren Jahreszeit die Menge des Fettes in der Nahrung zu vermehren, in der wärmeren hingegen dieses theilweise durch C-Hydrate zu ersetzen, da wir sehen, dass die nordischen Völker mehr Fett, die tropischen mehr Kohlehydrate geniessen.

Bildung der Organbestandtheile.

Der geniale Gedanke Liebig's, dass die Eiweisskörper als die plastischen Nahrungsstoffe zur Gewebsbildung dienen, die Kohlehydrate und Fette aber vorzugsweise zur Verbrennung zu CO_2 und H_2O bestimmt sind, hat sich trotz aller Anfechtung glänzend bewährt. Ohne Eiweiss kann keine lebende Zelle weder wachsen, noch sich vermehren, aus dem Eiweiss kann sie alle übrigen Stoffe, deren sie bedarf, durch chemische Umsetzung bilden. Aber auch die C-Hydrate und Fette betheiligen sich bei dem Aufbau der lebenden Substanz in den Zellen, an dem Vorgange der Assimilation, jedoch erst in zweiter Linie, indem sie nur unter der Einwirkung des Eiweissmoleküls in die Zusammensetzung der lebenden Substanz eingehen können; denn nach der Theorie von Pflüger nehmen wir an, dass die Spaltung und Verbrennung der Stoffe nur in dem Molekül der lebenden Substanz oder in seiner Wirkungssphäre stattfinden kann.

Die Erfahrung zeigt, dass wenn hinreichende Mengen von Nahrungsstoffen dem Körper zugeführt werden, eine Zunahme des Körpergewichtes eintreten kann. Dies ist in der Periode des Wachsthums der Fall, und auch das erwachsene Individuum kann bei reichlicher Nahrungsaufnahme unter günstigen Bedingungen an Körpergewicht mehr oder weniger zunehmen. Dabei betheiligen sich die einzelnen Organe je nach Umständen in verschiedener Weise an der Massenzunahme. Die schnell erfolgende Gewichtszunahme Erwachsener bei reichlicher Nahrungszufuhr ist der Untersuchung am besten zugänglich. In diesen Fällen findet man durch die Untersuchung des Stoffwechsels, dass die Menge der aufgenommenen Stoffe grösser ist, als die der ausgeschiedenen. Bei einer Körperzunahme, welche innerhalb einer Untersuchungsperiode stattfindet, handelt es sich hauptsächlich um Zunahme an Muskelsubstanz und Fett, und es lässt sich nach Voit ungefähr durch Rechnung entscheiden, wie viel Fleisch, wie viel Fett angesetzt worden ist. Man misst die C-Menge der aufgenommenen Nahrung, zieht davon die ausgeschiedene C-Menge ab und erhält zunächst die C-Menge der angesetzten Substanz. Misst man ferner die aufgenommene und ausgeschiedene N-Menge, so ergiebt die Differenz beider die im Körper angesetzte Eiweissmenge, und zieht man dann deren C-Gehalt von dem zurückgebliebenen C ab, so erhält man aus dieser Differenz die angesetzte Fettmenge. Andere Substanzen als Eiweiss (Albuminoide) und Fett, wie etwa Zucker, Kreatin u. s. w. kommen beim Ansatz wenig in Betracht.

Was nun die Frage anbetrifft, in welcher Weise die Nahrungsstoffe bei der Gewebsbildung und der Assimilation in den Geweben verwendet werden, so gilt vor Allem der Satz, dass die Eiweisskörper der Gewebe einzig und allein aus den Ei-

weisskörpern der Nahrung entstehen können. Zum Fleischansatz ist also ein Ueberschuss von Eiweiss in der Nahrung durchaus erforderlich. Bei Weitem schwieriger ist die Frage zu entscheiden, aus welchen Nahrungsstoffen sich das im Körper angesetzte Fett bildet. Am nächsten liegt die Annahme, dass bei Aufnahme von Fett in genügender Menge dieses sich in das Fett der Gewebe umwandelt oder als solches darin ablagert. Das könnte wohl bei Fleischfressern oder überhaupt bei reichlicher Fettnahrung der Fall sein, aber es ist bekannt, dass Pflanzenfresser, welche nur wenig Fett mit der Nahrung aufnehmen, doch grosse Mengen Fett in ihrem Körper ablagern können. Die Bildung des Fettes muss also noch aus einer andern Quelle stammen, aus C-Hydraten oder Eiweisskörpern oder aus beiden zugleich.

Liebig hat durch mannigfache Gründe dargethan, dass eine Fettbildung vorzugsweise aus den C-Hydraten der Nahrung erfolgen müsse. Bei der Mästung werden den Thieren, Schweinen, Gänsen u. s. w., grosse Mengen C-Hydrate in dem Futter, bestehend in Kartoffeln (Schlempe), Gerste u. s. w., neben den erforderlichen, aber verhältnissmässig nicht grossen Eiweissmengen zugeführt. Es liegt daher am nächsten, anzunehmen, dass sie die grossen Fettmengen, welche sie ansammeln, aus den C-Hydraten direct bilden. Auch nach chemischen Gesichtspunkten ist ein solcher Process wohl denkbar. Liebig nahm an, dass sich aus Zucker zunächst Buttersäure und aus dieser durch Synthese die höheren Glieder der homologen Reihe der flüchtigen Fettsäuren bilden. Auch die Entstehung des Glycerins würde chemisch möglich sein, da ja bei der Alkoholgährung sich kleine Mengen Glycerin und Bernsteinsäure bilden. Ein sehr guter Beweis aber für die Entstehung von Fetten aus C-Hydraten im Thierkörper folgt aus der Bereitung des Wachses durch die Bienen. Wenn man Bienen ausschliesslich mit Honig füttert, in dem nur sehr geringe, gerade für einige Zeit ausreichende Eiweissmengen vorhanden sind, fo fahren sie fort, bedeutende Mengen Wachs zu produciren. Auch selbst aus reinem Zucker können sie kurze Zeit Wachs erzeugen. Allerdings muss der thierische Körper hinreichende Eiweissmengen aufnehmen, wenn Fett in grösserer Masse abgelagert werden soll. Bei Entziehung des Eiweisses in der Nahrung können selbst die grössten Mengen von C-Hydraten oder Fetten in der Nahrung zu keinem Fettansatz führen. Dies erklärt sich zur Genüge daraus, dass aller Vorrath an Fett und C-Hydraten unter diesen Umständen dazu verbraucht wird, um das Eiweiss der Organe vor dem Zerfall zu schützen, und ist kein Beweis dafür, dass sich das Fett aus Eiweiss bilde. Es ist in neuerer Zeit durch genaue Controlle der Einnahmen und Ausgaben der Nachweis erbracht worden, dass eine Fettbildung aus C-Hydraten in erheblichem Maasse stattfindet, wenn Thiere mit genügender Eiweissmenge und reichlichen C-Hydraten gefüttert werden. Tscherwinsky verwendete hierzu zwei Ferkel von demselben Wurf und gleichem Gewicht.

Nr. I wurde getödtet und enthielt	0,96 kg Eiweiss und 0,69 kg Fett,
Nr. II wurde 4 Monate mit Gerste gefüttert; getödtet enthielt es .	2,52 „ „ „ 9,25 „ „
Es wurden also angesetzt . . .	1,56 kg Eiweiss und 8,56 kg Fett.

Es wurden ferner die Mengen des Fettes und Eiweiss in der gefütterten Gerste und in den Excreten bestimmt. Hiernach waren in 4 Wochen resorbirt worden 7,49 kg Eiweiss und 0,66 kg Fett.

Zieht man von 8,56 kg abgelagertem Fett 0,66 kg zugeführtes ab, so müssen jedenfalls 7,90 kg Fett entweder aus Eiweiss oder Kohlehydrat neugebildet worden sein. Die resorbirte Eiweissmenge 7,49 kg minus der abgelagerten 1,56 kg = 5,93 kg Eiweiss reicht eben, wie man sieht, nur zum geringsten Theil dazu aus, um diese Fettmenge zu erzeugen. Es werden bei dieser Art der Fütterung, die wir als normale ansehen können, mindestens etwa 80 % des Fettes aus C-Hydraten gebildet. Es dürfte daher keinem Zweifel unterliegen, dass auch beim Menschen bei normaler gemischter Kost der grösste Theil des Fettes aus den C-Hydraten der Nahrung entsteht.

Es sprechen nun eine Anzahl von Thatsachen dafür, dass auch aus dem Nahrungseiweiss Fett gebildet wird. Man hat als Beweis dafür erstens die Entstehung der Milchfette angeführt. Die Fettkügelchen der Milch entstehen in den absondernden Zellen, und es ist nicht sehr wahrscheinlich, dass dieses Fett als solches von dem Blute durch die Capillarwände hindurch an die Drüsenzellen abgegeben werde (s. S. 264), zumal die specifischen Milchfette in dem Blute gar nicht vorkommen. Man hat daher angenommen, dass das Milchfett durch Zerfall des Eiweiss im Protoplasma der Drüsenzellen entsteht. Als Stütze für diese Ansicht hat man angeführt, dass weder eine Vermehrung von Fett noch von Kohlehydraten in der Nahrung den Fettgehalt der Milch erhöht, wohl aber eine reichlichere Zufuhr von Eiweiss. Diese Fettbildung aus Eiweiss in der Milch hat man einem pathologischen Process, der fettigen Degeneration, analog gesetzt, bei welcher eiweissreiche Organelemente, Muskelfasern, Nervenfasern, Drüsenzellen zerfallen und sich mit Fetttröpfchen anfüllen. Auch diesen Vorgang hat man als Beweis dafür angesehen, dass Eiweisskörper sich durch Spaltung in Fette verwandeln können.

Gegen die Fettbildung aus Eiweiss in der Milch lässt sich aber mit Recht einwenden, dass bei einem solchen Zerfall ein N-haltiger Rest übrig bleiben müsste, der in der Milch nicht vorkommt und der, wenn er in das Blut zurückresorbirt würde, die N-haltigen Stoffwechselproducte stark vermehren müsste, worüber freilich noch keine Messungen vorliegen. Es könnte daher die Fettbildung in der Milchdrüse sehr wohl auch aus C-Hydraten erfolgen, wenn aus diesen in dem Protoplasma der Drüsenzellen durch Synthese eine Fettbildung stattfände, wie es offenbar in den Geweben geschieht.

Der Vorgang der fettigen Degeneration ist ferner kein überzeugender Beweis für die Bildung von Fett aus Eiweiss unter physiologischen Bedingungen. Es ist sogar in neuerer Zeit auch behauptet worden, dass bei jener das Fett durch Leucocyten in die Gewebe hineintransportirt werde (Lebedeff). Man hatte früher auch die Bildung des sog. Leichenwachses, des Adipocire, welche man zuweilen an Leichen, die lange in trockenen Gewölben gelegen hatten, beobachtet hat, als Beweis für diese Metamorphose angesehen. Hierbei verwandeln sich die Muskeln in eine wachsartige Fettmasse. Dass also durch gewisse chemische Processe eine Spaltung des Eiweiss in Fett möglich ist, unterliegt keinem Zweifel. Pflüger hat aber in neuerer Zeit mit Recht darauf

hingewiesen, dass bei der Bildung des Leichenwachses wahrscheinlich Mikroorganismen eine Rolle spielen. Eine Zunahme des Fettes im reifenden Käse auf Kosten des Eiweisses, wie früher behauptet worden ist, hat sich neuerdings nicht bestätigt.

Ferner hat Hofmann an Fliegenmaden eine Fettbildung aus Eiweiss beobachtet. Er liess die Madeneier sich auf Blut entwickeln und constatirte, dass diese wie das Blut nur geringe Mengen Fett enthielten. Nach der Entwicklung aber enthielten die Maden etwa zehnmal so viel Fett als die ganze Masse zu Anfang enthalten hatte. Aber auch gegen diesen Beweis macht Pflüger geltend, dass die Umwandlung von Eiweiss in Fett nicht in den Maden, sondern vorher im Blute durch die Einwirkung von Mikroorganismen stattgefunden haben könnte.

Die Annahme einer Fettbildung aus Eiweiss wird namentlich von Voit vertreten. Voit geht sogar so weit, zu behaupten, dass nur aus dem Eiweiss das Fett entstehen könne, indem er meint, dass die Vermehrung der C-Hydrate in der Nahrung bei genügender Eiweisszufuhr nur desshalb die Fettbildung begünstige, weil sie mehr Eiweiss vor der völligen Oxydation schützten. Voit giebt an, dass er bei reichlicher, ausschliesslich fettloser Fleischnahrung beim Hunde einen Ansatz von Fett im Körper constatirt habe. Wenn diese Beobachtung richtig gedeutet ist, so würde sie bisher der einzig sichere Beweis für die Entstehung von Fett aus Eiweiss sein.

Von Pflüger hingegen wird in neuerer Zeit diese Voit'sche Theorie der Fettbildung aus Eiweiss, die sog. Ersparnisstheorie, heftig bekämpft. Er ist der Ansicht, dass das sich ablagernde Fett im Körper nur aus den C-Hydraten und Fetten der Nahrung gebildet wird.

Ueberblickt man die bisherigen Resultate der Untersuchung, so muss man wohl, wie schon hervorgehoben, sich der Ansicht zuneigen, dass bei normaler Ernährung der grösste Theil der Fette sich aus den C-Hydraten bildet, resp. aus dem Nahrungsfett stammt, dass aber die Möglichkeit der Fettbildung aus Eiweiss nicht ausgeschlossen ist. Dies letztere geht schon daraus hervor, dass sich aus dem Eiweiss der Nahrung in der Leber Glycogen bilden kann, wenn auch in geringerer Menge als aus C-Hydraten. So kann indirect auch das Eiweiss die Quelle des Körperfettes sein. Ueberhaupt lässt sich annehmen, dass der Organismus in seinen Stoffwechselprocessen nicht auf ein ganz exclusives einseitiges Verfahren angewiesen ist, sondern dass er sich den verschiedensten Ernährungsbedingungen accommodirt.

Dass das Körperfett auch aus dem Fett der Nahrung stammen kann, ist schon erwähnt. Man hat, um dies zu prüfen, besondere Fettarten, z. B. Rüböl (Radziejewski) oder Wallrath (Subbotin) mit der Nahrung gegeben, aber von diesen im Körperfett nichts vorgefunden. Das würde sich aber durch schnelle Verbrennung der fremden Fette erklären. Dagegen hat Fr. Hofmann an einem fettarmen Hunde nach längeremHungern durch reichlichere Fettzufuhr mit wenig Fleisch einen erheblichen Fettansatz beobachtet, der nicht aus der gerade zum Leben ausreichenden Eiweissmenge entstanden sein konnte. Bei Fleischfressern entsteht somit bei normaler Nahrung das

Körperfett wohl zum grössten Theile aus dem Fette der Nahrung, bei Pflanzenfressern dagegen aus den Kohlehydraten, was besonders bei der Mästung der Thiere der Fall ist.

Man darf daher aus diesen Resultaten schliessen, dass beim Menschen unter normalen Ernährungsbedingungen das Fett vornehmlich aus den C-Hydraten gebildet wird und zum Theil auch aus dem Fette der Nahrung stammt.

Eine praktisch wichtige Frage ist die, aus welchen Stoffen sich bei der Fettleibigkeit das Fett erzeugt. Ausgehend von der Erfahrung, dass reichliche Zufuhr von Kohlehydraten bei Thieren zur Mästung führt, hat man zur Heilung dieses Leidens eine Nahrung verordnet, welche möglichst wenig Kohlehydrate, auch wenig Fett enthält, also vorzugsweise aus Eiweiss besteht, am besten aus Fleisch und Eiern. Diese unter dem Namen der Banting-Cur bekannt gewordene Diät hat in der That Erfolge gehabt und ist in neuerer Zeit nur dahin modificirt worden, die Menge der Eiweissnahrung und auch die genossene Wassermenge einzuschränken (Oertel), um dadurch den Stoffwechsel überhaupt herabzusetzen. Bei Weitem wirksamer als alle künstlichen Veränderungen der Diät dürften sich aber ausreichende körperliche Bewegungen erweisen, da, abgesehen von der Disposition, Unthätigkeit bei reichlicher Nahrungsaufnahme die Hauptursache der abnormen Fettablagerung ist.

Stoffwechsel bei der Muskelarbeit.

Von besonderer Wichtigkeit ist es, den Einfluss der Muskelarbeit auf den Stoffwechsel festzustellen. Aus den Untersuchungen über den Gaswechsel während der Muskelthätigkeit (s. S. 156, 157) war es schon seit längerer Zeit bekannt, dass durch dieselbe der Verbrauch an O und die Production an CO_2 erheblich gesteigert werden. Es erhob sich aber die Frage, ob die N-freien Stoffe, die C-Hydrate und Fette, oder die Eiweisskörper während der Muskelthätigkeit einer stärkeren Oxydation unterliegen. Liebig vertrat die Ansicht, dass im Muskel die Eiweisskörper die Quelle der Krafterzeugung seien, weil der Muskel vornehmlich aus diesen zusammengesetzt sei. Indessen hatte sich diese Theorie in den Untersuchungen über die chemischen Aenderungen des arbeitenden Muskels nicht bestätigt (s. 9. Cap. A. 3.), vielmehr war man zu dem Resultat gekommen, dass im arbeitenden Muskel mehr C-Hydrate, und zwar Glycogen resp. Zucker, verbraucht werden als in der Ruhe. Fick und Wislicenus bewiesen, dass das im Körper bei einer Muskelarbeit verbrannte Eiweiss zur Deckung dieser Leistung nicht ausreiche.

Genauere Versuche über den N-Verbrauch und den Gesammtstoffwechsel während der Muskelarbeit haben Bischoff und Voit, und Voit und Pettenkofer angestellt. Es ist nothwendig, die Individuen vorher sorgfältig in den Zustand des Ernährungsgleichgewichtes zu bringen. Es ergiebt sich hieraus, dass bei einer nicht übermässigen Muskelanstrengung die tägliche Harnstoffmenge nicht oder nur unbedeutend steigt. Auch im Hungerzustande des untersuchten Individuums zeigt sich dasselbe Resultat. Folgende Tabelle giebt die Voit'schen Zahlen für einen Hund, welcher abwechselnd im Tretrade laufen musste und an den Arbeitstagen eine beträchtliche Arbeit leistete:

	Nahrung: Fleisch	Nahrung: Wasser	Harnmenge	Harnstoff	Fleisch-umsatz	
	g	ccm	ccm	g	g	
I	0	258	186	14,3	196	ohne Laufen
	0	872	518	16,6	227	mit „
II	0	123	145	11,9	164	ohne „
	0	527	186	12,3	167	mit „
	0	125	143	10,9	149	ohne „
III	1500	182	1060	109,8	1522	ohne „
	1500	657	1330	117,2	1625	mit „
	1500	140	1081	109,9	1526	ohne „
IV	1500	412	1164	114,1	1583	mit „
	1500	63	1040	110,6	1535	ohne „

Man sieht zwar, dass an Arbeitstagen eine geringe Vermehrung der Harnstoffmenge vorhanden war, aber doch eine so unbedeutende, dass man die Muskelarbeit auf den geringen entsprechenden Mehrverbrauch an Eiweiss nicht zurückführen kann. Auch sieht man gelegentlich, dass das Thier an Arbeitstagen sehr viel mehr Wasser aufnimmt, und dieser Umstand könnte eine etwas stärkere Abgabe von Harnstoff aus den Geweben und Blut verursachen, ohne dass eine stärkere Production desselben stattfände. Man hat gegen die Voit'schen Versuche eingewendet, dass der Harnstoff nicht den ganzen N des Harnes enthielte, und dass der N des in der Arbeit mehr verbrauchten Eiweisses auch in anderen N-haltigen Harnbestandtheilen erscheinen könne, aber Voit hat seine Versuche auch unter Bestimmung der gesammten N-Menge des Harnes bestätigt.

Man könnte nun ferner sagen, dass zwar während der Arbeit im Muskel mehr Eiweiss verbraucht werde, dass aber nach der Arbeit eine Compensation im Eiweissverbrauch eintrete und daher die Gesammtmenge immer gleich erscheine. Dies ist desshalb unwahrscheinlich, weil auch im Hungerzustande, bei welchem der Organismus schon das Minimum von Eiweiss zersetzt, kein in Betracht kommender Mehrverbrauch desselben durch Arbeit eintritt. Auch in der auf die Tagesarbeit folgenden Ruhezeit in der Nacht sinkt weder im Hunger noch bei mittlerer Kost die Harnstoffmenge gegenüber den Ruhetagen. Für den Menschen haben Pettenkofer und Voit folgende Werthe gefunden:

		Harnstoff in 24 Stunden	Harnstoff in der Tageshälfte	Harnstoff in der Nachthälfte
Hunger	Ruhe	26,8	15,9	10,9
	Ruhe	26,3	14,4	11,9
	Arbeit	25,0	11,9	13,1
Mittlere Kost	Ruhe	37,2	21,5	15,7
	Ruhe	35,4	17,8	17,6
	Ruhe	37,2	19,2	18,0
	Arbeit	36,3	20,1	16,2
	Arbeit	37,3	18,9	18,4

Man sieht, dass auch beim Menschen die bei Ruhe und Arbeit ausgeschiedenen Harnstoffmengen nahezu gleich sind. In der Nacht ist meist die Harnstoffproduction eine kleinere als am Tage; aber dieses Verhältniss bleibt bei Arbeit und Ruhe dasselbe.

Auch die Mengen der ausgeschiedenen Schwefelsäure und Phosphorsäure bleiben bei Ruhe und Arbeit dieselben, während sie sich bei stärkerem Verbrauch an Eiweiss vermehren müssten.

Andere Untersucher vorher und nachher wollen nun zwar merklich mehr N im Harn bei der Arbeit gefunden haben als in der Ruhe; aber sie haben zum Theil nicht vor der Arbeit das N-Gleichgewicht hergestellt, zum Theil ist die Muskelarbeit eine zu anstrengende, ermüdende gewesen. Auch in den Versuchen von Voit zeigen sich oft bei der Arbeit geringe Vermehrungen der Harnstoffproduction. Ausser durch vermehrte Ausscheidung des Bestandes an Harnstoff lässt sich dies noch anders erklären. Vergleicht man nach der Auffassung von Fick (s. 9. Cap. A. 3.) die eiweisshaltigen Organelemente des Muskels den eisernen Theilen einer Maschine, so findet in letzteren zwar kein Stoffverbrauch, aber doch eine Abnutzung statt, die um so grösser ist, je stärker die Leistung. Die Abnutzung des eiweisshaltigen Muskelmaterials ist eben auch Stoffwechsel, und so wird vielleicht bei jeder Arbeitsleistung des Muskels auch etwas mehr Eiweiss verzehrt als in der Ruhe. Erheblich kann dieser vermehrte Eiweissverbrauch aber erst bei übermässiger Muskelanstrengung werden. Dieser Vorgang muss indess gegenüber der Abnutzung in einer Maschine als ein chemischer angesehen werden. Nimmt man an, dass der Eiweisskörper des lebenden Muskels die Aufgabe habe, den O in aktivem Zustande auf das Brennmaterial zu übertragen, so wird eine Erhöhung dieser Thätigkeit auch den Stoffwechsel des Eiweissmoleküls vermehren. Die lebendige Kraft der Muskelleistung, Arbeit und Wärme, stammt aber aus dem N-losen Brennmaterial, also aus den Kohlehydraten oder auch den Fetten.

In letzter Zeit haben Pflüger und Argutinski in dieser Frage wiederum für eine Betheiligung des Eiweisses an der Erzeugung der Muskelarbeit Partei ergriffen, indem sie auf eine genauere Bestimmung der N-Menge nicht nur im Harn, sondern auch im Schweiss grosses Gewicht legen. Wenn letztere auch nur klein ist gegenüber der N-Menge des Harns, so scheint sie sich doch bei stärkerer Muskelarbeit merklich zu vermehren. Aber es ist von anderer Seite gegen diese Beobachtungen wiederum eingewendet worden, dass die Muskelleistungen Argutinski's (starke Tagestouren) bei mässiger Ernährung zu ermüdende gewesen seien. Vielleicht erklären sich alle solche Widersprüche in der oben angegebenen Weise.

Bei Alledem wird es keinem Zweifel unterliegen, dass bei einer sehr eiweissreichen Nahrung der Muskel auch das Eiweiss zur Krafterzeugung benutzt, sei es nun, dass er es direct spaltet und verbrennt, oder indirect, nachdem es in der Leber Glycogen (resp. Fett) geliefert hat.

Man wird ferner aus dem Vorhergehenden die praktische Folgerung ziehen dürfen, dass dem arbeitenden Volke der Genuss einer an Kohlehydraten reichen Nahrung mit mässigen Fettmengen am zuträglichsten ist, dass aber auch der Eiweissgehalt derselben nicht zu gering sein darf, wenn nicht Abnutzung des Körpermaterials erfolgen soll (vergl. S. 288).

Die Salze der Nahrung.

Von Wichtigkeit für die Ernährung des Körpers ist der Gehalt der Nahrung an Salzen. Ebenso wie in der Pflanze können nach Liebig auch im Thierkörper die organischen Stoffwechselprocesse nur bei Gegenwart einer gewissen Menge von Salzen bestehen; sie dürfen daher in der Nahrung nicht unter ein bestimmtes Minimum sinken. Aeltere Versuche über Fütterung von Thieren mit salzloser oder salzarmer Nahrung und neuere Beobachtungen dieser Art von Forster haben ergeben, dass die Thiere unter ähnlichen Erscheinungen zu Grunde gehen wie im Hunger, ja sogar noch früher. Die Salze spielen zwar beim Stoffwechsel keine aktive Rolle, insofern sie keine lebendige Kraft durch chemische Processe erzeugen können, aber die Salzmoleküle scheinen mit den Molekülen des lebenden Eiweisses molekulare Bindungen einzugehen, wodurch sie auf den Ablauf des chemischen Processes einwirken können. Auch das todte Eiweiss verändert bei Gegenwart von Salzen seine Eigenschaften in mannigfacher Weise (s. Anhang). Dazu kommt, dass bei salzloser Nahrung aus Mangel an Chloriden keine Salzsäure im Magensaft producirt wird, und daher starke Verdauungsstörungen eintreten. Bunge meint, dass ausserdem auch bei diesen Thieren eine Vergiftung mit Schwefelsäure eintrete, welche sich aus den Eiweissen bildet und keine Basen zur Bindung vorfindet, während die basischen Salze der Nahrung die freien Säuren sättigen. Dies bestätigte sich in Versuchen, in denen den Thieren neben der salzlosen Nahrung Soda zur Sättigung der entstehenden Säure gegeben wurde. Diese Thiere lebten etwas länger als ohne Zusatz von Soda, während ClNa-Zusatz solche Wirkung nicht hatte (Lunin).

Bei salzloser Nahrung verarmt der Harn sehr schnell an Salzen, während die Gewebe und auch das Blut ein Quantum Salz festhalten, das nicht viel geringer ist als das normale, denn Forster fand an den zu Grunde gegangenen Thieren nur eine geringe Abnahme des procentischen Salzgehaltes. Im Hunger dagegen werden viel Salze mit dem Harn abgeschieden, da sie mit dem Verbrauch der Gewebe aus diesen frei werden.

Das Kochsalz. — Eine besondere Stellung unter den Salzen der Nahrung nimmt das ClNa ein, welches wir in erheblicher Menge den Speisen zusetzen. Dies geschieht zum Theil der Schmackhaftigkeit wegen, zum Theil auch wegen der Anregung, welche das Kochsalz auf die Verdauungsorgane zu besitzen scheint. In der gemischten Kost würde neben den anderen Salzen eine genügende Menge ClNa enthalten sein, um den Bedarf zu decken. Ausser dem Menschen haben auch viele Thiere und zwar Pflanzenfresser, Hirsche, Rehe u. s. w., ein starkes Bedürfniss nach Kochsalz, während dies bei Fleischfressern und nur von Fleisch lebenden Völkern nicht vorhanden ist. Da die Pflanzennahrung sehr reich an Kalisalzen gegenüber den Natronsalzen ist, so meint Bunge, dass die Aufnahme von ClNa den Zweck habe, durch Ausscheidung aus dem Blute durch die Nieren ein Gleichgewicht der Natron- und Kalisalze im Körper herzustellen. Er nimmt an, dass z. B. kohlensaures Kali und ClNa sich im Blute theil-

weise in kohlensaures Natron und ClK umsetzen, und dass diese beiden Salze durch die Nieren schnell entfernt würden. In Folge dessen verarme das Blut an Cl und Natrium und so entstehe bei kalireicher Nahrung ein grösseres Bedürfniss nach ClNa. Bunge giebt ferner an, dass er nach Aufnahme von phosphorsaurem Kali mehr ClNa im Harn ausschied als sonst. Es ist indess gar nicht einzusehen, wesshalb der Organismus die überschüssigen Kalisalze nicht auch ohne Hilfe des ClNa durch die Nieren ausscheiden sollte. Vielleicht hat das stärkere Bedürfniss nach ClNa bei Pflanzennahrung nur darin seinen Grund, weil der stets gefüllte Magen der Pflanzenfresser weit mehr Salzsäure produciren muss als der des Fleischfressers, um die grosse Futtermenge gehörig auszunutzen und zu desinficiren, und der Darm bei vegetabilischer Kost überhaupt stärkerer Reizmittel bedarf als bei Fleischkost.

Die Kalksalze. — Die Kalksalze sind bekanntlich zum Aufbau des Knochengewebes unentbehrlich. Füttert man junge Thiere mit kalkarmer Nahrung, z. B. Hunde mit kalkfreiem Wasser, reinem Fleisch und Fett, so bildet sich das Skelett in mangelhafter Weise aus, und es zeigen sich bei solchen Thieren der Rhachitis ähnliche Symptome (Forster und E. Voit). Auch bei dieser Krankheit enthalten die Knochen eine geringere Menge von Kalksalzen; die Ursache derselben liegt aber meist wohl nicht in dem Mangel an Kalksalzen in der Nahrung, da die Milch bis zu 1,5 % Kalk enthält, sondern wahrscheinlich in der mangelhaften Assimilirung der Kalksalze im Knochengewebe. Beim Erwachsenen ist der Bedarf an Kalksalzen nur ein geringer, da der Wechsel an Kalksalzen in den Knochen sehr langsam erfolgt. An ausgewachsenen Thieren, welche lange Zeit mit kalkfreier oder kalkarmer Nahrung gefüttert werden, nehmen die Knochen an Dicke und Festigkeit ab, ohne rhachitisch zu werden (C. Voit).

Das Eisen. — Von grosser Wichtigkeit für den Organismus ist der Eisenstoffwechsel. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Bereitung des Hämoglobins eine Synthese ist, und dass das hierzu nothwendige Eisen in einfachen Verbindungen der Nahrung enthalten ist. Man hat aber bis vor Kurzem allgemein geglaubt, dass dieses Eisen in Salzen der Nahrung aufgenommen wird. Damit stimmte auch der Erfolg der anorganischen Eisenpräparate bei Zuständen der Chlorose (s. S. 43). Es hat sich aber herausgestellt, dass die Nahrungsmittel alles Eisen schon in organischer Bindung enthalten, in Körpern, welche Bunge Hämatogene genannt hat. In der Fleischnahrung ist es das aus dem Hämoglobin stammende Hämatin, welches zur Hämoglobinbildung wieder verwerthet werden kann, ferner ist in dem Eidotter eisenhaltiges Nuclein vorhanden, aber auch in der Pflanzennahrung finden sich organische Eisenverbindungen ähnlicher Art, während sich Eisensalze darin nicht nachweisen lassen, sondern sich erst in der Asche bilden. Bunge meint nun, dass ein Theil des Eisens aus diesen Körpern im Darm durch Fäulniss sich in Schwefeleisen umwandele und durch den Koth ausgeschieden werde, und erklärt die günstige Wirkung der Eisenpräparate bei Chlorose daraus, dass das zugeführte Eisen das organisch gebundene vor der Einwirkung des Schwefelwasserstoffs schütze und somit die Eisenresorption begünstige. Ueber das Schicksal des Hämatins und der anderen

Hämatogene im Darm weiss man aber bis jetzt leider nichts Thatsächliches.

Der erwachsene Mensch nimmt in der täglichen Nahrung nach Boussingault etwa 59—91 mg Eisen auf. Davon wird der grösste Theil durch die Fäces wieder ausgeschieden, nur ein kleiner Theil erscheint im Harn und dieser ist es, welcher die Grösse des Eisenwechsels im Wesentlichen angiebt. Von den Secreten enthält nur noch die Galle merkliche Eisenmengen; aber diese sind gegenüber der Eisenmenge des Harns sehr klein und werden vielleicht immer wieder resorbirt. Hamburger fand an einem Hunde von 8 kg Gewicht, welcher täglich 300 g Fleisch und darin in 12 Tagen 180 mg Eisen bekam, von diesem im Harn 38,4, im Kothe 136,3 und in der Galle nur 1,8 mg, zusammen 176,5, wieder. Bei Zufuhr von Eisensalzen war die Mehrausscheidung im Harn nur unbedeutend.

Der Säugling nimmt in der Milch nur sehr wenig Eisen auf; in 1000 g Frauenmilch sind nach Bunge nur 3—4 mg Eisen enthalten. Nach Untersuchungen von Bunge an neugebornen Thieren besitzen dieselben aber einen grossen Vorrath an Eisen, welcher während der Säugeperiode allmählig sinkt und in den gewöhnlichen Eisengehalt des Körpers übergeht. Alsdann ist aber zur Unterhaltung des Eisenwechsels eine eisenreichere Nahrung erforderlich.

Achtes Capitel.

Die thierische Wärme.

Die Säugethiere und Vögel besitzen eine Eigenwärme, welche für gewöhnlich beträchtlich höher ist, als die der Umgebung, und innerhalb gewisser Grenzen bei wechselnder Temperatur der Umgebung constant bleibt. Man hat diese Thiere die „Warmblüter“ oder besser „homoiotherme Thiere“ genannt. Hingegen zeigen die niederen Wirbelthiere, Amphibien und Fische, wie die wirbellosen Thiere eine sehr geringe Eigenwärme; ihre Temperatur schwankt mit der der Umgebung in weiten Grenzen auf und ab. Man hat sie daher „Kaltblüter“ oder besser „poikilotherme Thiere“ genannt.

Temperaturen der Thiere. — Auch die sog. Kaltblüter, Amphibien und andere, besitzen immer eine um ½—1° C. höhere Temperatur als die des umgebenden Mediums. An den Insecten kann man eine Eigenwärme nachweisen, wenn sie in grosser Anzahl in einem geschlossenen Raume vereinigt sind. In einem mit einem Bienenschwarme gefüllten Korbe beobachtet man ein Steigen des Thermometers bis zu 30° C. (Hubert). Die Reptilien bilden den Uebergang zu den Warmblütern. An Schlangen hat man Temperaturdifferenzen bis zu 6° C. gegen die Umgebung beobachtet (Davy, Czermak).

Die höchste Eigenwärme zeigen die Vögel, deren Temperatur meist 42° C. beträgt. Bei den Säugethieren liegt die Körpertemperatur zwischen 37—39° C.

Die Messung der Temperatur geschieht am einfachsten mit dem Thermometer. Man misst die Temperatur beim Menschen am bequemsten in der Achselhöhle, indem man den Arm so anlegt, dass er eine um die Thermometerkugel überall geschlossene Höhle bildet. In der Achselhöhle schwankt die Temperatur zwischen 36,5 bis 37,5° C. Im Mastdarm (Vagina) und in der Mundhöhle unter der Zunge ist die Temperatur meist um ½—1° C. höher.

Die Temperatur des Blutes ist bei Säugethieren etwa 38—39° C., bei Vögeln 41—44° C. Das Blut zeigt nicht an allen Orten dieselbe Temperatur. Im Allgemeinen ist das Venenblut etwas wärmer als das Arterienblut; nur in den oberflächlich gelegenen Hautvenen ist die Temperatur geringer. Am höchsten hat man die Temperatur in dem

Blute der Lebervenen gefunden, etwa 0,8—1° C. höher als die des Aortenblutes. Auch das Blut des rechten Herzens ist immer um einige Zehntelgrad Celsius wärmer als das Blut des linkens Herzens (Bernard). Man hat diese Unterschiede aus der Intensität der chemischen Processe in der Leber und aus der Abkühlung des Blutes in der Lunge ableiten wollen. Beides ist unrichtig. Die Unterschiede erklären sich am einfachsten aus der Lage der Organe zur Körperoberfläche. Je näher sie derselben liegen, desto stärker wird ihr Wärmeverlust sein. Nun liegt die Leber am geschütztesten, daher ist ihr Blut am wärmsten. Eine stärkere Wärmeproduction in ihr als in anderen Organen ist nicht nachgewiesen. Ebenso liegt die rechte Herzhälfte, die nach hinten gewendet ist, viel geschützter als die linke, welche zum grösseren Theil der Brustwand anliegt. In den Lungen könnte zwar ein Wärmeverlust stattfinden, aber die eingeathmete Luft erwärmt sich bereits hinreichend in den grossen Luftwegen und sättigt sich auch da hinreichend mit Wasserdampf, bevor sie durch Diffusion in die Alveolen gelangt (Heidenhain).

Die Temperatur der Haut und der peripheren Körpertheile ist hauptsächlich von dem Grade der Abkühlung durch Strahlung und Leitung nach Aussen und von der Stärke des Blutzuflusses abhängig, und aus diesem Grunde eine sehr wechselnde. Man hat den lebenden Körper als einen durch innere Processe erwärmten Körper anzusehen, welcher dem beständigen Wärmeverlust nach Aussen hin ausgesetzt ist. Würde keine Blutcirculation existiren, so würde die Temperatur des Körpers von der Oberfläche nach dem Innern cet. par. in einem nur von der Gestalt desselben abhängigen Verhältniss zunehmen. Die Circulation des Blutes bewirkt aber, dass ein möglichst schneller Temperaturausgleich in allen Körpertheilen und Organen stattfindet, so dass schon in geringer Entfernung unter der Hautoberfläche die Temperatur zu einer nahezu constant bleibenden anwächst und nur in geringen Grenzen schwankt. Daraus leuchtet ein, dass die Temperatur der Haut und der der Abkühlung leicht ausgesetzten Körpertheile, Extremitäten, Ohrmuschel u. s. w., von dem Zustande der Gefässe und der Thätigkeit der vasomotorischen Nerven in hohem Grade abhängig sein muss, wie dies die Beobachtungen ergeben (s. S. 106). Die Verengerung der Gefässe bewirkt Sinken, die Erweiterung derselben Steigen der Temperatur in beträchtlichem Maasse.

Genauere Messungen der Temperatur der Organe oder Flüssigkeiten des Körpers können ausser mit feinen Thermometern auch zweckmässig mit Thermonadeln auf thermoelektrischem Wege (s. 9. Cap. A. 4.) vorgenommen werden. Doch müssen Ergebnisse von kleinen beobachteten Unterschieden bei warmblütigen Thieren und bestehender Blutcirculation mit äusserster Vorsicht behandelt werden.

Entstehung der Wärme. — Nachdem Lavoisier die Theorie der Oxydation begründet hatte, ist von ihm auch klargelegt worden, dass die thierische Wärme durch den Oxydationsprocess im Thierkörper entsteht. Die Quelle der thierischen Wärme ist die Verbrennung der Nahrungsstoffe.

Man kann die im Körper erzeugte Wärmemenge auf verschiedene Weise ermitteln. Dies kann erstens dadurch geschehen, dass man die Menge des verbrauchten O und der entstandenen Verbrennungsproducte misst.

Es ist von Helmholtz durch Berechnung nachgewiesen worden, dass der grösste Theil der thierischen Wärme durch die Verbrennung des C der Nahrungsstoffe erzeugt wird. Von dem eingeathmeten O werden etwa im Mittel 0,8—0,9 Volumina zur Erzeugung von CO_2 verwendet; nimmt man an, dass der übrige Theil des O zur Oxydation des H zu H_2O verbraucht wird und dass 25 % der Wärme noch durch andere chemische Processe entstehen, so ergiebt sich nach Helmholtz für einen Erwachsenen von 82 kg Gewicht in 24 Stunden eine Production von etwa 2 700 000 Wärmeeinheiten*). Nach späteren Ermittelungen der Verbrennungswärme des C und H muss man diese Zahl auf etwa 3 000 000 erhöhen, so dass auf 1 kg Körper täglich etwa 36 585 Wärmeeinheiten kommen würden.

Diese Berechnung ist desshalb nur eine ungefähre, weil die Verbrennungswärme des C und H in den organischen Verbindungen etwas kleiner ist als die des freien C und H, da diese Atome in jenen erst von anderen Atomen getrennt werden müssen, und weil man nicht wissen kann, wie viel O zur H-Verbrennung verwendet wird, da ein Theil des H_2O im Körper sich aus den C-Hydraten bildet, die schon den O desselben enthalten, und auch ein Theil des O in den N-haltigen Stoffwechselproducten erscheinen kann. Ausserdem wird auch ein Theil Wärme bei der Spaltung und Oxydation der Eiweisse durch die Bildung der N-haltigen Stoffwechselproducte erzeugt, den man nur annähernd schätzen kann.

Man hat zweitens die gesammte Wärmeproduction aus der Verbrennungswärme der in 24 Stunden verbrauchten Nahrungsstoffe zu berechnen gesucht. Die Verbrennungswärme der Nahrungsstoffe hat man durch Calorimeter nach denselben Methoden ermittelt wie diejenigen der Elemente und anderer Körper. Es giebt 1 g Substanz Wärmeeinheiten:

C	8080	(Favre u. Silbermann)
H	34462	„ „ „
Albumin	4998	(Frankland)
Rindfleisch (entfettet) . .	5103	„
Harnstoff	2206	„
Rinderfett	9069	„
Traubenzucker	3277	„
Rohrzucker	3348	„
Stärke	3898	„
Kartoffeln	1013	„

Von den aufgenommenen Nahrungsstoffen verbrennen nun Kohlehydrate und Fette im Körper bis zu CO_2 und H_2O, dagegen verbrennt Eiweiss nur bis zum Harnstoff, und wir müssen daher bei der Berechnung die Verbrennungswärme des gebildeten Harnstoffes von der des verbrauchten Eiweisses abziehen. Nimmt man an, dass aus Eiweiss etwa ⅓ seines Gewichtes an Harnstoff entsteht, so wird nach Frankland der calorische Werth des Eiweisses im lebenden Körper gleich 4998 — 735**) = 4263 sein. Berechnet man nun die Wärmeproduction

---

*) Wärmeeinheit s. S. 15, Verbrennungswärme s. S. 16.

**) $\frac{2206}{3} = 735$.

nach der von Ranke (s. S. 282) angegebenen gemischten Kost, so findet man:

100 g Eiweiss geben . . .	426 300	Wärmeeinheiten
100 „ Fett geben	906 900	„
250 „ Kohlehydrat geben . .	974 500	„
zusammen:	2 307 700	Wärmeeinheiten.

Man erhält also auf diesem Wege eine ähnliche Zahl wie auf dem ersteren. Beide Zahlen können nicht ganz übereinstimmen, da ja die erstere von dem angenommenen Körpergewicht abhängt, die zweite von der in gewissen Grenzen schwankenden Nahrungsmenge. Von der letzteren müsste aber noch etwas abgezogen werden, da ein Theil der Nahrungsstoffe den Körper ungenutzt verlässt. Diesen Verlust der Bruttowärme schätzt Rubner zu etwa 8.11 % derselben.

Bei einer anderen Art der Ernährung würde man selbstverständlich zu etwas anderen Werthen gelangen. Nach Rubner erhält man aus der Berechnung verschiedener Untersucher für den erwachsenen Arbeiter im Mittel 3 094 000 Wärmeeinheiten, und nach Abzug von 8,11 % bleiben 2 843 000 Wärmeeinheiten übrig. Um diese bei reiner Eiweisskost zu erzeugen, würden 687 g Eiweiss täglich erforderlich sein. Dabei würde aber sehr bald das N-Gleichgewicht gestört werden und ein Verlust des Körpergewichtes eintreten.

Den Werth eines Nahrungsstoffes und der Nahrungsmittel kann man nicht nach ihrem calorischen Aequivalent allein beurtheilen, denn man sieht, dass Fett eine viel höhere Verbrennungswärme hat als Eiweiss, und Stärke eine fast ebenso grosse als dieses. Es kommen aber diese Werthe wesentlich in Betracht, wenn es sich darum handelt, die Kraftgrösse zu berechnen, welche durch die Nahrung geliefert wird. Es kommt nicht die ganze chemische Spannkraft der Nahrungsstoffe als Wärme zum Vorschein, sondern es kann ein grösserer oder kleinerer Theil in Form von mechanischer Arbeit angesammelt werden. Die obige Berechnung gilt daher nur für den ruhenden Körper, denn in diesem werden auch alle Muskelleistungen, Herzarbeit, Athmung u. s. w. in Wärme umgesetzt. Wird aber mechanische Arbeit verrichtet durch Heben von Lasten, so verwandelt sich ein Theil der gesammten Verbrennungswärme der Nährstoffe in diese; derselbe kann nach Helmholtz etwa $^1/_7$, in maximo $^1/_5$ der gesammten Wärmemenge betragen. Dabei erleidet die Wärmeerzeugung keinen Verlust, dieselbe wird vielmehr durch einen erhöhten Stoffwechsel beträchtlich vermehrt, so dass die Körpertemperatur sogar steigt. Wenn Arbeit geleistet wird, so tritt eine Steigerung der CO_2-Production und des O-Verbrauchs auf das Doppelte bis Dreifache und sogar Mehrfache ein, je nach der Grösse der Arbeit und der Schnelligkeit, mit der sie verrichtet wird. In dem Wärmewerth dieses Mehrverbrauchs an C und anderer nebenhergehender Processe ist die geleistete mechanische Arbeit enthalten, und es bleibt noch ein beträchtliches Plus an Wärme übrig, welches von dem arbeitenden Körper nach Aussen abgegeben wird. Die Erfahrung lehrt, dass während der Muskelarbeit durch Erweiterung der Hautgefässe, Schweiss, verstärkte Athmung die Wärmeabgabe nach Aussen hin vermehrt wird. Bei einer starken Tagesarbeit kann daher der Wärmewerth des gesammten Stoffwechsels wohl auf das Doppelte bis Dreifache wachsen,

wovon aber immer nur 1/7—1/5 in Arbeit verwandelt werden kann. Nehmen wir bei einer 12stündigen Arbeit einen Wärmewerth des Stoffwechsels von 3 000 000 Wärmeeinheiten an, so erhalten wir, wenn 1/6 davon in mechanische Arbeit umgesetzt worden ist, 500 · 425 = 212 500 kgm, eine schon erhebliche Arbeitsleistung.

Dass die Wärmeerzeugung nicht im Blute, sondern in den Organen stattfindet, geht aus der Physiologie der einzelnen Processe hervor. Die Organe, welche auch in der Ruhe die grösste Wärmemenge liefern, sind unstreitig die Muskeln, in denen während der Thätigkeit eine deutlich vermehrte Wärmebildung stattfindet. Ebenso lässt sich in den Drüsen bei ihrer Thätigkeit eine Wärmeerzeugung nachweisen, durch welche sie eine höhere Temperatur annehmen, als sie das zufliessende Blut besitzt. Dass in dem Blut eine erhebliche Wärmebildung nicht stattfindet, geht daraus hervor, dass in ihm keine in Betracht kommende CO_2-Bildung noch O-Verzehrung stattfindet (s. S. 147). Vielmehr gehen die Oxydationsprocesse in den Geweben vor sich.

Wärmeabgabe. — Die von dem Körper erzeugte Wärme wird beständig nach Aussen abgegeben. Da derselbe eine nahezu gleichmässige Temperatur bewahrt, so muss die in gewisser Zeit erzeugte Wärmemenge gleich der abgegebenen sein. Einnahme und Ausgabe der Wärmequanta müssen gleich sein, damit ein Temperaturgleichgewicht des Körpers herrscht.

Die Abgabe der Wärme nach Aussen erfolgt auf verschiedenen Wegen. Der grösste Theil der Wärme wird augenscheinlich durch Strahlung und Leitung an die Umgebung abgegeben. Ein kleinerer Theil wird durch die Erwärmung der Athemluft und die Wasserverdunstung, durch die Erwärmung der Speisen und die Ausscheidung der Excrete ausgegeben.

Helmholtz hat hierüber folgende Berechnung angestellt:

Wärme-einnahme	Wärmeausgabe				
	Erwärmung der Nahrung von 12° C.	der Respirationsluft (16 400 g in 24 Stunden) von 20° C.	der Respirationsluft (16 400 g in 24 Stunden) von 0° C.	in der Lunge durch Wasserverdunstung 656 g	durch die Körperoberfläche
27 000 000	70 157	70 032	140 064	397 536	
= 100	2,6 %	2,6 %	5,2 %	14,7 %	80,7—77,5 %

Man sieht also, dass von der gesammten Wärmemenge in minimo etwa 77,5 % von der Körperoberfläche abgegeben werden müssen. Von dieser Grösse kommt ein kleinerer Theil auf die Wasserverdunstung von der Haut aus. Barral hat in ähnlicher Weise folgende Berechnung angestellt, wobei er die Wärmeabgabe durch Wasserverdunstung von der Haut und Lunge zusammenrechnete und so die durch Strahlung und Leitung verlorenen Wärmemengen erhielt:

Wärme-einnahme	Wärmeausgabe				
	Verdunstung	Erwärmung der Athemluft	Erwärmung der Nahrung	Erwärmung der Excrete	Strahlung und Leitung
2 796 076	699 801	100 811	52 492	33 020	1 819 952
= 100	25,85 %	3,72 %	1,94 %	1,22 %	67,22 %

Während man die Wärmeausgabe durch Wasserverdunstung, Erwärmen der Nahrung, der Excrete, der Athemluft aus den gegebenen Daten der Beobachtung berechnen konnte, ist der Posten für die Wärmeausgabe durch Strahlung und Leitung von der Körperoberfläche nur als Differenz berechnet worden. Man hat aber diesen Werth, der nach Barral etwa 67% der gesammten Wärmemenge beträgt, durch directe Messungen zu bestimmen gesucht. Lavoisier und Laplace hatten ein Thier (Meerschweinchen) in ein Eiscalorimeter gebracht und die in 10 Stunden von ihm abgegebene Wärme an der Menge des geschmolzenen Eises gemessen. Doch fand in diesem Falle eine das Leben schädigende Abkühlung des Thieres statt, die erhaltenen Werthe waren daher zu ungenau; Dulong und ebenso Despretz bedienten sich daher eines Wassercalorimeters, bestehend aus einem Gefäss mit doppelten Wänden, zwischen denen sich Wasser von bestimmter Temperatur befand. Zugleich konnte in diesen Versuchen die Menge der producirten CO_2 und des verbrauchten O gemessen werden. Auch die durch die Athmung abgegebene Wärme wurde in diesem Falle durch das Calorimeter gemessen. Nach diesen Versuchen ergab sich, dass die Wärmemenge, welche man aus der Verbrennung des C und H zu CO_2 und H_2O berechnete, nur etwa $^3/_4$ der Wärme betrug, welche das Thier in dieser Zeit an das Calorimeter abgab. Daraus schloss man, dass etwa $^1/_4$ (25 % — Helmholtz) der gesammten Wärme noch durch andere chemische Processe erzeugt wird. Nach späteren Correcturen der Berechnung von Gavarret erhielt man aus der CO_2- und H_2O-Bildung sogar 90 % der beobachteten Wärmeabgabe. Die Messung durch Calorimeter ist, wie neuerdings Rosenthal nachgewiesen, mit vielen mannigfachen Fehlern behaftet. Aber es geht aus allen diesen Versuchen hervor, dass der grössere Theil der thierischen Wärme durch die CO_2- und H_2O-Bildung entsteht.

Spätere calorimetrische Untersuchungen von Senator und Anderen haben zu keinen besseren Resultaten geführt. Dies liegt daran, weil die Versuche über viel zu kurze Zeit, mehrere Stunden, ausgedehnt waren, während innerhalb 24 Stunden die CO_2-Bildung wie die Wärmeproduction starken Schwankungen unterliegen kann. Die Versuche müssten, um sichere Resultate zu geben, mindestens 12—24 Stunden dauern. Die CO_2-Ausscheidung geht, wie wir wissen, nicht immer parallel der CO_2-Bildung im Körper, da der Gasgehalt des Blutes sehr wechselt. Senator giebt an, dass in der Verdauung mit der verstärkten CO_2-Ausscheidung auch die Wärmeproduction zunimmt. Rosenthal berechnet aus der Vergleichung der Daten von Dulong und Senator, dass junge Thiere auf 1 kg Körper mehr Wärme produciren

als erwachsene. Calorimetrische Beobachtungen an Menschen haben bisher nur zu sehr ungenauen Resultaten geführt. Rosenthal hat mit Hilfe eines Luftcalorimeters die Wärme zu bestimmen gesucht, welche von dem Arm in gewisser Zeit abgegeben wird*).

Regulirung der Temperatur. — Die Temperatur des lebenden Körpers muss innerhalb enger Grenzen constant erhalten bleiben, damit die Lebensfunktionen in normaler Weise ablaufen. Der Körper des Menschen und der meisten Warmblüter verträgt ohne erhebliche Schädigung nur geringe Schwankungen der Körpertemperatur. Zu diesem Zwecke bedarf es einer beständigen Regulirung sowohl der Wärmeausgabe als auch der Wärmeproduction unter verschiedenen Bedingungen der Existenz.

Der Körper ist erstens mit einer selbstthätigen Regulirung der Wärmeausgabe ausgestattet, welche durch die Hautgefässe besorgt wird. Bei der Einwirkung niederer Temperaturgrade ziehen sich bekanntlich,die Gefässe (s. S. 110), insbesondere die der Haut, kräftig zusammen; es fliesst in Folge dessen weniger Blut durch die Haut, und es wird weniger Wärme von diesem nach Aussen hin abgegeben. Bei der Einwirkung höherer Temperatur hingegen erschlaffen die Gefässe, füllen sich stärker mit Blut, so dass dieses in der Zeiteinheit eine grössere Wärmemenge nach Aussen hin verliert. Die prompte Reaktion der Hautgefässe gegen den Einfluss der Kälte ist für die Wärmeökonomie des Körpers von grosser Wichtigkeit; denn wenn sie bei plötzlichem Temperaturwechsel der Umgebung nicht in genügender Weise erfolgt, so kann leicht durch abnorme Abkühlung des durch die Haut fliessenden Blutes eine Krankheitsursache entstehen, welche man allgemein „Erkältung“ nennt, und welche verschiedenartige Folgen nach sich ziehen kann.

Sehr nützlich ist daher eine methodische Abhärtung gegen Temperaturwechsel, welche durch Kräftigung der Hautgefässe herbeigeführt werden muss. Dies geschieht am wirksamsten durch kalte Waschungen und kalte Bäder, welche die Muskulatur der Hautarterien kräftig reizen.

Ebenso ist auch eine beschleunigte Wärmeabgabe unter der Einwirkung der Wärme auf den Körper zur Regulirung der Körpertemperatur erforderlich. Hierzu genügt bei hohen Wärmegraden der Umgebung die Erweiterung der Hautgefässe allein nicht, sondern es tritt noch ein zweites Hilfsmittel hinzu, welches sehr wirksam ist, nämlich die Verstärkung der Schweissabsonderung (s. S. 257). Da durch die Verdunstung des Wassers auf der Haut eine beträchtliche Wärmemenge latent gemacht wird, so ist der Körper hierdurch im Stande, bedeutende Hitzegrade zu ertragen, die ihm sonst nachtheilig sein würden. Auch der durch starke Muskelthätigkeit entstehende Wärmeüberschuss im Körper wird vornehmlich durch erhöhte Schweisssecretion nach Aussen hin abgeführt. Die Stärke der Wasserverdunstung auf der Haut richtet sich aber cet. par. nach dem Wassergehalt der Atmosphäre; bei trockener Luft erfolgt sie schnell, bei feuchter Luft langsam. Ist die Luft stark mit Wasserdampf gesättigt, so erscheint uns

*) Auch an Thieren hat Rosenthal in letzter Zeit mit Hilfe des Luftcalorimeters genauere Resultate erhalten.

die Hitze sehr drückend, während wir sie bei trockener Luft gut ertragen.

Der Mensch regulirt die Wärmeausgabe ferner durch die Bekleidung des Körpers in zweckentsprechender Weise. Bei Thieren wechselt in den warmen und kalten Jahreszeiten die Stärke der Behaarung.

Die Temperatur des Körpers wird zweitens durch die Wärmeproduction regulirt. Unter der Einwirkung der Kälte beobachtet man reflectorische Muskelzusammenziehungen, das Muskelzittern (Zähneklappern), dessen Bedeutung man auch als eine regulatorische betrachten kann, da hierdurch mehr Wärme entsteht; ferner lehrt die Erfahrung, dass wir unter dem Einfluss der Kälte uns lebhafter bewegen, um mehr Wärme zu erzeugen und den stärkeren Wärmeverlust zu decken. Ausserdem können wir durch reichlichere Nahrungsaufnahme die Wärmeproduction vermehren. Es ist endlich nachgewiesen worden, dass unter der Einwirkung der Kälte die CO_2-Bildung und der O-Verbrauch bei Thieren zunehmen, dass dagegen unter der Einwirkung von Wärme diese Grössen sinken (s. S. 158). Es unterliegt daher die Stärke des Stoffwechsels einer Regulirung durch die von Aussen auf die Körperoberfläche wirkende Temperatur, indem die Kälte eine höhere, die Wärme eine geringere Wärmeproduction im Körper veranlasst. Dieser Einfluss kann aber nur vermittels des Nervensystems zu Stande kommen, und zwar durch reflectorische Erregungen, welche den Muskeln zugeleitet werden. Sind die Muskeln durch Curarevergiftung bei Thieren ausser Thätigkeit gesetzt, so sinkt der Stoffwechsel in der Kälte und steigt in der Wärme; es findet keine Regulirung mehr statt; ebenso ist dies auch der Fall, wenn das Rückenmark an höheren Stellen durchschnitten ist (Pflüger). Es geht daraus hervor, dass in den Muskeln, welche den grössten Theil der Wärme liefern, auch die Regulirung der Wärmeproduction stattfindet.

Speck will gefunden haben, dass in der Kälte bei absoluter Muskelruhe die CO_2-Production beim Menschen keineswegs steigt, so lange nicht Muskelzittern eintritt. Es treten also in der Kälte ganz unwillkürliche Anspannungen der Muskeln auf, wodurch die Wärmeproduction gesteigert wird. In der Wärme hingegen erschlaffen die Muskeln möglichst vollständig, so dass ihr Stoffwechsel auf das geringste Maass herabgesetzt wird. Die Erfahrung lehrt ja, dass wir bei höheren Wärmegraden der Luft weniger zu Bewegungen geneigt sind als bei kühlerem Wetter.

Schwankungen der Körpertemperatur. — Man beobachtet, dass innerhalb gewisser Grenzen physiologische und pathologische Schwankungen der Körpertemperatur auftreten. Dieselben können nur darin ihre Ursache haben, dass die Wärmeproduction oder die Wärmeausgabe oder beide zugleich Aenderungen unterworfen sind.

Man findet beim Menschen eine periodische tägliche Schwankung der Temperatur vor, welche etwa 1° C. beträgt, worüber Davy, Bärensprung und Andere Messungen angestellt haben. Nach einem gesunden Schlaf findet man Morgens zwischen 5—6 Uhr ein Minimum der Temperatur von etwa 36,6—36,7° C. vor, dann beobachtet man in den Vormittagsstunden ein langsames Steigen. Einige Stunden nach der Mittagsmahlzeit, etwa zwischen 5—7 Uhr Nachmittags, erreicht die Temperatur ein Maximum von etwa 37,4—37,7° C., und sinkt dann Nachts allmählig zu dem angegebenen Minimum ab.

Die Entstehung dieser Schwankung ist aus dem Vorhergehenden leicht zu erklären. Sie ist wahrscheinlich nur die Folge einer periodischen Aenderung der Wärmeproduction in Folge der schon bekannten Schwankungen der Stoffwechselvorgänge in 24 Stunden, während eine Aenderung der Wärmeabgabe wohl kaum in erheblichem Grade stattfindet. Aus den Aenderungen der CO_2-Production wie der Harnstoffbildung in 24 Stunden folgt, dass der Stoffwechsel während des Schlafes am langsamsten vor sich geht und dass er während des Tages durch den Einfluss der Thätigkeit, des Lichtes und durch die Nahrungsaufnahme eine Beschleunigung erfährt. Dass hierin die wesentliche Ursache der Temperatursteigerung am Tage liegt, folgt auch aus der Beobachtung, dass bei anhaltender Nachtarbeit das Verhalten der Körpertemperatur sich umkehrt (Debczyncki).

Man hat beobachtet, dass die Mittagsmahlzeit nicht die Hauptursache der Steigerung der Temperatur zum Maximum ist, sondern dass dieses auch ohne Aufnahme der Mittagsmahlzeit in den angegebenen Nachmittagsstunden eintritt. Aber immerhin trägt eine jede reichlichere Mahlzeit zu einem Ansteigen der Temperatur bei. Es scheint, dass die Erregungen, welche am Tage, d. h. beim Wachen, auf den Körper einwirken, sich bis zu einem bestimmten Zeitpunkte zu einem Maximum summiren. Man findet die tägliche Schwankung daher auch im Hungerzustande vor, und sie stellt sich auch meist im Fieber in sehr ausgeprägtem Grade ein.

Einfluss der Nahrung. — Reichliche Nahrungsaufnahme steigert den Stoffwechsel und die Körpertemperatur nicht nur durch die Zufuhr von Stoffen zum Blute und den Organen, sondern es tritt auch schon vor der Resorption während der Verdauung eine Zunahme beider ein, welche sich durch die stärkere Thätigkeit des Darmcanals und seiner Drüsen hinreichend erklärt (Zuntz und v. Mering). Durch Aufnahme heisser Getränke kann die Temperatur des Körpers auch vorübergehend um einige Zehntelgrade gesteigert und durch Aufnahme kalter ebenso etwas vermindert werden.

In der ersten Periode des Hungerzustandes nimmt die Körpertemperatur nicht merklich ab. Erst in den späteren Stadien desselben fängt sie an zu sinken. Bidder und Schmidt fanden an einer Katze am 17. Hungertage noch 37,64°, am 18. 35,8° und am 19. Tage, an welchem der Tod eintrat, 33° C. vor. Nach Versuchen von Chossat kann die Temperatur vor dem Tode bis 23—24° C. sinken.

Einfluss der Muskelbewegungen. — Durch Muskelbewegungen wird die Körpertemperatur mehr oder weniger gesteigert. Durch willkürliche Bewegungen, beim längeren Gehen, Laufen oder bei angestrengterer Arbeitsleistung kann die Temperatur um 0,5—1° C. steigen (Davy, Speck, Jürgensen). Der Ueberschuss von Wärme, welchen die Muskeln produciren, wird meistens sehr schnell wieder nach Aussen durch Erweiterung der Hautgefässe und Schweisssecretion abgegeben, so dass die Temperatursteigerung gegen die Mehrproduction der Wärme verhältnissmässig gering ausfällt. Viel höher ist die Temperatursteigerung bei anhaltenden Krämpfen, im Tetanus, wobei sie über 40, selbst auf 44,75° C. (Wunderlich) steigen kann. Leyden hat an Hunden beim Tetanisiren des Rückenmarks im Rectum eine Temperatursteigerung von 39,6—44,8° C. beobachtet, wobei, wie Rosenthal meint,

sich zu der vermehrten Wärmebildung in den Muskeln eine verminderte Wärmeabgabe durch Contraktion der Hautgefässe hinzugesellte. Dasselbe dürfte auch beim pathologischen Tetanus der Fall sein.

Einfluss der äusseren Temperatur. — Die Temperatur der Umgebung kann innerhalb weiter Grenzen schwanken, ohne dass die Körpertemperatur sich ändert, solange die Regulirung der Wärmeabgabe und Wärmeproduction functionirt. Durch ausreichende Bekleidung kann diese Grenze nach den niederen Temperaturen weit herabgerückt werden. Ueberschreitet die Temperatur der Umgebung diese Grenzen, so hört die Regulirung auf. Thiere sterben, wenn man sie auf 26—24° C. abkühlt (Rosenthal). An erfrorenen Menschen hat man vor dem Tode Temperaturen von 26—27,4° beobachtet; nach so starker Abkühlung tritt meist keine Erholung mehr ein. Durch kalte Bäder kann dem Körper Wärme entzogen werden, und es unterliegt keinem Zweifel, dass auch die Körpertemperatur dadurch mässig herabgesetzt wird. Beim Fieber ist dieses Mittel ein sehr wirksames.

Liebermeister hatte bemerkt, dass beim Einsteigen in ein kaltes Bad ein in der Achselhöhle liegendes Thermometer um einige Zehntelgrad steigt. Dieses Steigen ist aber kein Beweis für eine vermehrte Wärmeproduction durch den Einfluss der Kälte, da diese so schnell nicht zur Erscheinung kommen kann, sondern es ist die Folge einer anderen Blutvertheilung, weil nach der Zusammenziehung eines grossen Theiles der Hautgefässe mehr Blut zu den Wandungen der Achselhöhle strömt.

Wenn ein Thier auf 44—45° C. erwärmt wird, so tritt der Tod sehr bald ein. Die Ursache desselben ist wohl vornehmlich in den Gerinnungen des Blutes und des Muskelgewebes zu suchen. In trockener Luft können von Thieren und Menschen ziemlich hohe Temperaturen ertragen werden, ohne dass die Körpertemperatur erheblich steigt, weil durch reichliche Schweisssecretion noch eine Regulirung stattfindet. In den Tropen hat daher nicht selten der Körper eine niedrigere Temperatur als die umgebende Luft. G. Ellis beobachtete bei 40,5° C. (105° F.) Lufttemperatur an sich eine Temperatur von 36° C. (97° F.). Man hat sogar gesehen, dass in überheissen trockenen Räumen von 40—50° C. ein Aufenthalt von 10—20 Minuten, sogar in Räumen von 90—100° ein Aufenthalt von einigen Minuten ertragen werden konnte. Heisse Bäder dürfen nur bis zu einer Temperatur von wenig über 37° C. gesteigert werden. Auch in Dampfbädern darf die Temperatur nicht weit über diese Grenze hinausgehen.

Einfluss des Nervensystems. — Es ist von verschiedenen Seiten angenommen worden, dass die Wärmeerzeugung in den Organen unter dem Einfluss besonderer Nerven und Nervencentra stehe, welche man „calorische Nerven und Centra“ genannt hat. Zum grossen Theile lassen sich aber die gemachten Beobachtungen durch den Einfluss der vasomotorischen Nerven erklären. Durchschneidungen grosser Nervenstämme haben immer Zunahme der Temperatur in den zugehörigen Körpertheilen zur Folge, was einzig und allein durch die Gefässerweiterung bedingt ist. Durchschneidungen und Verletzungen des Rückenmarks an tieferen Stellen haben meist Temperaturerhöhungen in den unterhalb des Schnittes gelegenen Körpertheilen im Gefolge, welche sich aus der Erschlaffung der Gefässe hinreichend erklären. Nach Ver-

letzungen oder Durchschneidungen in der Halsgegend des Rückenmarks tritt sehr bald ein Sinken der Temperatur des ganzen Körpers ein. Quincke und Naunyn haben so operirte Thiere in einen Wärmekasten von 26—30° C. gebracht und gefunden, dass nach hohen Rückenmarksdurchschneidungen ein Ansteigen der Temperatur bis 44° C. eintritt. Je tiefer die Rückenmarksdurchschneidung gelegen ist, desto geringer ist hierbei die Temperatursteigerung, und bei unverletzten Thieren bleibt sie ganz aus. Sie glaubten daraus auf Centra im Gehirne schliessen zu können, welche die Wärmebildung in dem Körper hemmen. Diese Versuche sind aber von Rosenthal nicht bestätigt worden. Die starke Abkühlung der Thiere nach hoher Rückenmarksdurchschneidung bei gewöhnlicher Temperatur der Umgebung kann man sehr wohl aus der Aufhebung aller Muskelthätigkeit und der enormen Herabsetzung des Blutdrucks, wodurch alle Stoffwechselprocesse sich vermindern, ableiten. Die Steigerung der Temperatur in einem Wärmekasten kann bei solchen Thieren aber dadurch zu Stande kommen, dass durch die Haut sehr wenig Blut fliesst, weil der grösste Theil desselben in den stark erweiterten Abdominalgefässen angehäuft ist.

Nach Verletzungen des Gehirns zwischen Pons und Medulla oblongata sind Temperatursteigerungen des Körpers meist um 0,6° C. beobachtet worden (Tschechichin, Wood). Aronsohn und Sachs geben an, dass nach Stichverletzungen an der medialen Seite des Corp. striatum bei Kaninchen Temperatursteigerungen um mehrere Grade eintreten, und wollen auch nachgewiesen haben, dass bei diesen Thieren die CO_2-Production und der O-Verbrauch gegen die Norm vermehrt sei. Sie nehmen daher im Gehirn in der Gegend des Corp. striatum ein „Wärmecentrum“ an. Alle diese Versuche sind aber nicht hinreichend eindeutig und zuverlässig, um mit Sicherheit auf das Vorhandensein eines specifischen Wärmecentrums schliessen zu lassen. Nach Verletzungen der motorischen Rindencentra treten in den betroffenen Extremitäten Temperaturerhöhungen auf, welche auf Erweiterung der Blutgefässe in diesen beruhen (Landois und Eulenburg).

Postmortale Temperatursteigerung. — Bei verschiedenen Krankheiten, besonders beim Tetanus hat man sehr bedeutende postmortale Temperatursteigerungen bis zu 44,75° C. vorgefunden. Diese Erscheinung ist die Folge einer sehr schnell eintretenden Todtenstarre, durch welche eine erhebliche Wärmemenge frei wird (s. 9. Cap. A. 4.). Ist die Temperatur vor dem Tode schon sehr hoch, so kommt es zu den höchsten Temperaturgraden, die am Körper beobachtet sind. Man beobachtet die postmortale Temperatursteigerung auch an Thieren, welche im Strychnin-Tetanus gestorben sind.

Temperatur der Winterschläfer. — Bei winterschlafenden Säugethieren sinkt die Körpertemperatur sehr bedeutend herab. Zu diesen gehören Murmelthier, Siebenschläfer, Haselmaus, Igel, Hamster, Ziesel, Dachs, Bär und Fledermaus. Zwischen einer Lufttemperatur von +5 und —8° C. tritt der Winterschlaf ein, in welchem die Temperatur des Körpers immer etwas höher bleibt als die der Umgebung. An Murmelthieren ist im Winterschlafe eine Temperatur von +5° (Saissy), an Zieseln von +2° (Horwarth) beobachtet worden. Bringt man die Thiere in ein warmes Zimmer, so steigt beim Erwachen die Temperatur derselben in wenigen Stunden zur normalen Höhe an. Herzpulsation und Athmung

sind im Winterschlafe ausserordentlich verlangsamt, der gesammte Stoffwechsel ist auf ein Minimum herabgesetzt. Nach Messungen von Valentin (s. S. 158) ist die CO_2-Production und die O-Aufnahme sehr vermindert. Es unterliegt also keinem Zweifel, dass im Winterschlaf die Wärmeproduction eine sehr geringe ist. Der Zustand des winterschlafenden Säugethieres nähert sich, wie es scheint, dem des Kaltblüters. Quincke hat gefunden, dass nach Durchschneidung des Rückenmarks in oberen Regionen die Temperatur der Thiere in der Wärme nicht mehr zur normalen ansteigt.

Das Fieber. — Im Fieber findet eine mehr oder weniger starke Steigerung der Körpertemperatur statt, so dass dieselbe eine Höhe von 38—42° C. erreicht. Man hatte ursprünglich angenommen, dass die Ursache der höheren Temperatur im Fieber immer eine Vermehrung der Wärmeproduction sei. Wenn dies der Fall ist, so müssen im Fieber die CO_2-Erzeugung und der Verbrauch von O, auf die Einheit des Körpergewichtes berechnet, grösser sein als im gesunden Zustande. Dies ist auch von einigen Untersuchern (Liebermeister) am Menschen und durch Versuche an Thieren (Zuntz, Finkler) festgestellt worden. Es ist ferner im Fieber die Ausscheidung von Harnstoff und harnsauren Salzen eine vermehrte, welche bis zu $^1/_3$ — $^2/_3$ des normalen Werths betragen kann. Auch vermehrt sich die Menge des Harnfarbstoffs und der Kalisalze im Harn. Der Fieberharn ist daher dunkel und zeigt oft Sedimente von harnsauren Salzen. Alle diese Thatsachen sprechen dafür, dass im Fieber eine Erhöhung des Stoffwechsels vorhanden ist.

Andererseits ist die Temperaturerhöhung im Fieber auch auf eine Verminderung der Wärmeabgabe zurückgeführt worden (Traube, Senator, Rosenthal). Eine solche findet wahrscheinlich im Froststadium des Fiebers statt, in welchem die Haut blass, ihre Gefässe demnach stark verengert sind. Im Hitzestadium bei gerötheter Haut ist dagegen die Wärmeabgabe eine erhöhte; also scheint das Fieber in diesem Stadium die Folge einer stärkeren Wärmeproduction zu sein. Daher wendet man kühle Bäder zur Herabsetzung des hohen Fiebers mit Erfolg an.

Neuntes Capitel.

Die thierische Bewegung.

A. Die Muskelbewegung.

Bei den höher entwickelten Thieren findet man zwei Arten von Muskeln vor, Muskeln mit quergestreiften und Muskeln mit glatten Fasern.

Alle Muskeln, welche der willkürlichen Bewegung unterliegen, sind aus quergestreiften Fasern zusammengesetzt. Es sind dies alle Skelettmuskeln, welche die Bewegung der Körpertheile gegen einander und die Lokomotion des ganzen Körpers hervorbringen. Dagegen sind die glatten Muskelfasern, welche wir in den inneren Organen vorfinden, dem Einfluss des Willens nicht unterworfen. Die Muskelfasern des Herzens, welche quergestreift, aber von denen der Skelettmuskeln verschieden sind, sind ebenfalls dem Einfluss des Willens entzogen.

Bau der quergestreiften Muskelfasern. — Die quergestreiften Muskelfasern (s. Fig. 64) sind cylindrische oder prismatische Fasern von 0,01—0,06 mm Durchmesser, von einer zarten elastischen Membran, dem Sarcolemm, eingehüllt. Der Inhalt der Faser zeigt eine prägnante Querstreifung, welche durch eine regelmässige Anordnung von dunklerer und hellerer Substanz hervorgerufen wird. Man erblickt ferner eine Anzahl meist dicht unter dem Sarcolemm gelegener länglicher Kerne, welche auf Zusatz von Essigsäure deutlicher hervortreten.

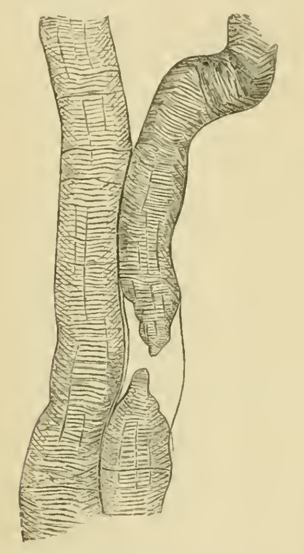
Die Muskelfaser ist aus Primitivfibrillen zusammengesetzt. Sie zerfällt theils von selbst in Fibrillen, wie bei den Insectenmuskeln, oder auf Zusatz von Alkohol, Chromsäure und andern erhärtenden Reagentien. Dagegen zerfällt die Faser in Querscheiben (Discs) durch Einwirkung von verdünnten Säuren.

Es ist von Bowman gezeigt worden, dass die Faser aus regelmässig angeordneten dunkleren Körperchen, Sarcous elements oder Fleischprismen genannt, zusammengesetzt ist. Die Primitivfibrille besteht aus Fleischprismen, welche in der Längsrichtung an einander gereiht und durch eine hellere Substanz mit einander verbunden sind.

Die Fibrillen (s. Fig. 65) lassen sich in kleine Elemente, Muskelkästchen oder Muskelfächer zerlegen. Sie enthalten in ihrer Mitte

zwei dunkle Querscheiben, die durch eine Mittelscheibe getrennt sind; zu beiden Seiten derselben befindet sich hellere Substanz und an ihrer Grenze eine feine dunklere Zwischenscheibe.

Die Muskelfaser zeigt, wie manche pflanzlichen und thierischen Gebilde, Erscheinungen der Doppelbrechung. Diese Eigenschaft, die für die Struktur der Muskelfaser von Bedeutung ist, wurde von Brücke genauer untersucht. Die dunkle Substanz der Fleischprismen, Querscheiben und Mittelscheibe, ist doppelbrechend (anisotrop), die hellere Substanz der Faser ist einfachbrechend (isotrop). Man bedient sich zur Untersuchung des Polarisationsmikroskops, an welchem unter dem Objecttisch zwischen Spiegel und Objectiv ein Nicol'sches Prisma und über dem Ocular ein zweites angebracht ist. Sind die Prismen gekreuzt, d. h. um einen Winkel von 90° in ihrer Axe gegen einander gedreht, so ist das Gesichtsfeld



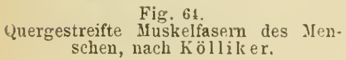


Fig. 64.
Quergestreifte Muskelfasern des Menschen, nach Kölliker.

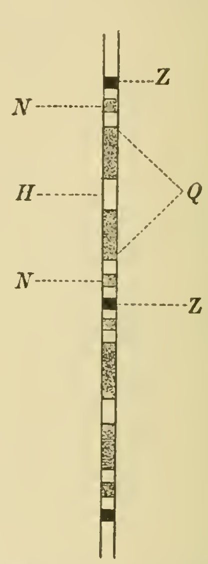


Fig. 65. Muskelfibrille nach Kölliker: Q Querscheiben, H Mittelscheibe, Z Zwischenscheibe, N Nebenscheibe.

dunkel; bringt man aber einen doppelbrechenden Körper in gewisser Lage auf den Objecttisch, so erscheint er hell oder farbig auf dunkelm Grunde, und zwar am hellsten, wenn die Schwingungsebenen der beiden Strahlen im doppelbrechenden Körper mit den Schwingungsebenen der gekreuzten Nicols einen Winkel von 45° machen. Die Muskelfasern erscheinen am hellsten, wenn ihre Längsaxe 45° mit den Ebenen der Nicols bildet. Betrachtet man hingegen senkrechte Querschnitte der Fasern, so sind sie in allen Lagen dunkel. Es geht daraus hervor, dass die optische Axe der Faser mit ihrer Längsaxe zusammenfällt. Die genaueren Untersuchungen, welche Brücke angestellt hat, haben ergeben, dass die doppelbrechende Substanz der Faser sich wie ein positiv einaxiger Krystall (z. B. Quarz) verhält, in welchem die Geschwindigkeit des ordinären Lichtstrahles grösser ist als die des extraordinären. Man weiss ferner, dass in Krystallen die Stärke der Doppelbrechung sich durch Dehnung und Compression in gewissen Richtungen

ändert, und dass isotrope Körper, wie Glas, Kautschuk, Gummi, durch Dehnung und Compression anisotrop werden. Brücke hat daher untersucht, wie sich die Muskelfaser bei der Dehnung und bei der natürlichen Zusammenziehung gegenüber der Doppelbrechung verhält und hat hierbei keine Aenderung derselben wahrgenommen. Daraus hat er den Schluss gezogen, dass die doppelbrechende Substanz nicht wie ein Krystall aus einer gleichartigen Masse besteht, sondern dass sie selbst

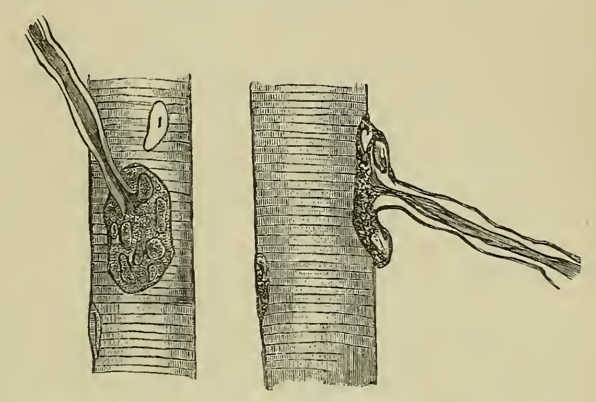


Fig. 66. Motorische Endplatten aus dem Hautmuskel der Ratte (nach Kölliker).

aus kleinen doppelbrechenden Körperchen oder Kryställchen, den Disdiaklasten, zusammengesetzt sei, welche bei der Dehnung und Zusammenziehung nur ihre Lage gegen einander verändern, indem sie sich von einander entfernen oder einander nähern.

Der motorische Nerv steht mit dem Muskel in continuirlicher organischer Verbindung (s. Fig. 66 und 67). Die Nervenfaser tritt in die Muskelfaser ein und ist mit ihr durch ein Endorgan eigenthüm-

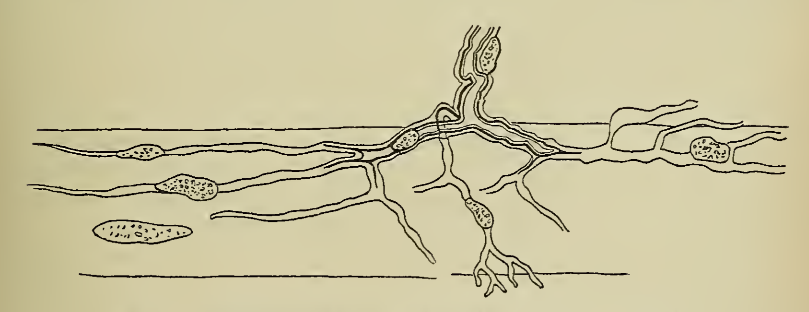


Fig. 67. Nervenendigungen im Froschmuskel (Kühne, Kölliker).

licher Struktur verwachsen, welches „Nervenendhügel“ oder „Nervenendplatte“ (Doyère, Rouget) genannt worden ist. Das Neurilemm der Nervenfaser geht direct in das Sarcolemm über; das Gebilde der Nervenendplatte besteht aus einer körnigen Masse, in welcher der Axencylinder der Nervenfasern sich verzweigt. Nach Kühne dringen die Aeste des Axencylinders in die Muskelfaser ein und bilden hier gabel- oder zinkenförmige „Endbüschel“ (s. Fig. 67).

Die Reizbarkeit des Muskels. — Die Muskeln erzeugen dadurch Bewegungen, dass sie sich mit gewisser Kraft verkürzen. Diesen Vorgang nennt man die „Zusammenziehung“ oder „Contraktion“ des Muskels. Man unterscheidet daher den ruhenden Zustand des Muskels, in welchem er erschlafft ist, und den thätigen Zustand, in welchem er contrahirt ist. Der Muskel geht aus dem ruhenden in den thätigen Zustand über, wenn ihm ein Reiz zugeführt wird. Diese Eigenschaft nennt man „Reizbarkeit“ (Irritabilität).

Während des Lebens wird dem Muskel der die Contraktion hervorrufende Reiz nur durch den motorischen Nerven zugeleitet. Man nennt diesen Reiz den natürlichen. Es ist aber von Haller festgestellt worden, dass den Nerven und Muskeln die Eigenschaft der Irritabilität im Allgemeinen zukommt. Gewisse künstliche Reize, die in physikalischen und chemischen Einwirkungen bestehen, sind im Stande, die Nerven und Muskeln zu erregen, d. h. in den thätigen Zustand zu versetzen. Diese sind der mechanische, chemische, thermische und elektrische Reiz.

Die Muskeln können durch directe Reizung erregt werden, indem die Reize auf dieselben direct einwirken, oder durch indirecte Reizung von ihren motorischen Nerven aus. Wirkt ein momentaner oder sehr kurz dauernder Reiz auf den Muskel oder dessen Nerven ein, so entsteht eine ziemlich schnell ablaufende Zusammenziehung desselben, eine „Zuckung“, wirken aber die Reize anhaltend oder folgen sie einander mit gewisser Geschwindigkeit, so entsteht eine anhaltende Zusammenziehung des Muskels, ein Tetanus (Krampf).

Der mechanische Reiz. — Die mechanische Reizung der Organe besteht darin, dass man dieselben mit einem Instrumente drückt, quetscht oder durchschneidet, oder dass man einen Stoss oder Schlag auf sie einwirken lässt. Diese Art der Reizung ist eine mehr oder weniger eingreifende, da die Struktur der Organe dabei leidet oder zerstört wird. Man sieht im Momente des Schlages oder der Durchschneidung meist nur eine schnell vorübergehende Zuckung auftreten. Beim Quetschen oder langsamen Unterbinden des Nerven können andauernde unregelmässige Tetani entstehen. Von Heidenhain ist ein „mechanischer Tetanomotor“ construirt worden, welcher einen gleichmässigen Tetanus hervorbringen kann. Er besteht aus einem Elfenbeinhämmerchen, welches elektromagnetisch in schnelle Schwingungen versetzt wird und den auf einer Unterlage liegenden Nerven bei jedem Schlage reizt. Die Einstellung muss so abgemessen sein, dass der Nerv dabei nicht zu stark gequetscht wird. Tigerstedt hat einen Fallapparat angegeben, durch welchen ein aus verschiedener Höhe herabfallendes Hämmerchen den Nerven stärker oder schwächer reizen kann.

Ein auf den Muskel einwirkender mässiger Schlag ruft in den getroffenen Fasern eine Zuckung hervor. Ist der Schlag an einer Stelle des Muskels ein stärkerer, ohne dass eine Läsion stattfindet, so sieht man an dieser Stelle eine lokale, länger dauernde Zusammenziehung in Gestalt eines Wulstes auftreten, welche von Schiff die idiomuskuläre Contraktion genannt worden ist. Man beobachtet sie z. B. am lebenden Körper, wenn man mit der Kante eines Lineales auf den M. biceps am Oberarm schlägt. Der Wulst verschwindet lang-

sam, indem er flacher wird und sich etwas nach beiden Seiten ausbreitet. Diese Contraktion ist offenbar eine abnorme und lässt sich wohl aus einer durch den Schlag herbeigeführten Alteration der Muskelsubstanz erklären. An den platten Bauchmuskeln eben getödteter Thiere kann man diese Erscheinung genauer beobachten; wenn man mit einem Skalpellstiel quer über dieselben streicht, so bildet sich an dieser Stelle ebenfalls ein schmaler Wulst. Etwas Aehnliches beobachtete Joh. Müller an der Gaumenmuskulatur einiger Fische.

Die mechanische Reizung ist wenig dazu geeignet, die Vorgänge der Erregung zu studiren, denn wir müssen annehmen, dass selbst die schonendste Art dieser Reizung eine abnorm eingreifende Aenderung der Nerven- und Muskelsubstanz hinterlässt.

Der chemische Reiz. — Es giebt gewisse Substanzen, welche, mit dem Muskel oder Nerven in Berührung gebracht, diese Organe in Erregung versetzen. Man nennt dieselben „chemische Reize", da sie vermöge ihrer chemischen Beschaffenheit wirken. Hierzu gehören gewisse Flüssigkeiten und Lösungen fester Körper, z. B. wässerige Lösungen von Salzen, von Säuren und Alkalien, auch Alkohol, Aether, ferner einige Gase und Dämpfe. Alle diese Substanzen verändern mehr oder weniger stark die chemische Constitution der Muskel- und Nervensubstanz, setzen die Reizbarkeit herab und vernichten sie bei längerer oder intensiver Einwirkung gänzlich. Man kann aber daraus nicht umgekehrt folgern, dass alle Substanzen, welche die Erregbarkeit vernichten, chemische Reizungen hervorbringen. Denn es treten nicht immer merkliche Reizungserscheinungen auf, wenn die Muskeln und Nerven durch chemische Mittel getödtet werden. Tauchen wir z. B. den motorischen Nerven in concentrirte Ammoniaklösung, so stirbt er sehr schnell ab, ohne dass Zuckungen an dem zugehörigen Muskel auftreten.

Um die chemische Reizung durch Flüssigkeiten zu untersuchen, ist es am besten, die Organe vollständig unverletzt in dieselben einzutauchen. Dies kann mit dem isolirten Muskel unmittelbar geschehen. Kühne hat die Flüssigkeiten gegen den frischen Querschnitt der Muskeln und Nerven gebracht und im Momente der Berührung Zuckungen beobachtet. Diese Methode ist aber, wie Hering gezeigt hat, nicht einwurfsfrei, weil im Momente des Eintauchens der am Querschnittsende des Muskels bestehende Muskelstrom, welcher sich durch die Flüssigkeit und das eingetauchte Muskelstück ergiesst, eine elektrische Reizung verursachen kann (s. 9. Cap. A. 2.). Am Nerven ist diese Gefahr eine geringere, da der Nervenstrom zur Reizung zu schwach ist.

Taucht man den motorischen Nerven in gewisser Ausdehnung in eine erregende Flüssigkeit, z. B. in eine concentrirtere Kochsalzlösung, so erfolgen sehr bald Zuckungen des zugehörigen Muskels, welche unzweifelhaft eine Folge der chemischen Reizung sind. Sie treten zuerst schwach und unregelmässig auf und verstärken sich dann zu einem kräftigen und fast continuirlichen Tetanus. Ebenso entstehen Zuckungen des Muskels, wenn wir ihn in die Kochsalzlösung einlegen.

Die Salzlösungen wirken erst von einer gewissen Concentration an erregend ein. Die Lösungen der Alkalisalze erregen etwa von einer Concentration von 10 % ab, die Lösungen der schweren Metalle, der

Eisen-, Zink-, Kupfer- und Quecksilbersalze wirken erst bei stärkeren Concentrationen (Wundt). Das Verhalten der neutralen Salze gegen Muskeln und Nerven scheint nicht sehr verschieden zu sein.

Eine 0,6%ige Chlornatriumlösung (physiologische Kochsalzlösung s. S. 26) hat auf die Erhaltung der Erregbarkeit der Muskeln und Nerven einen günstigen Einfluss, ebenso wie auf die Erhaltung der Lebenseigenschaften der Gewebe und ihrer Zellen überhaupt.

Die Säuren, Mineralsäuren wie organische, sind schon in schwacher Concentration kräftige Reizmittel für den Muskel; dagegen wird der motorische Nerv nur durch stärker concentrirte Säuren von etwa 20% ab gereizt (Eckhard, Kühne).

Die Lösungen der fixen Alkalien, der Kali- und Natronlauge, verhalten sich umgekehrt. Der Muskel reagirt nicht gegen verdünnte Alkalilösungen, sondern erst bei einem Gehalt von 20—50%, der motorische Nerv hingegen schon bei einem Gehalt von etwa 2% (Eckhard).

Das Ammoniak verhält sich ganz verschieden gegen Muskel und Nerv. Wird ein dünner Muskel, z. B. der M. sartorius des Frosches, Ammoniakdämpfen ausgesetzt, so zieht er sich heftig zusammen und dehnt sich beim Entweichen der Dämpfe wieder aus, ohne seine Erregbarkeit ganz zu verlieren. Der motorische Nerv reagirt dagegen auf Ammoniak gar nicht, wie schon oben bemerkt, selbst wenn man ihn in die Flüssigkeit eintaucht.

Es lässt sich aus dem verschiedenartigen Verhalten der Muskeln und Nerven gegen gewisse chemische Reize, wie Säuren, Alkalien und Ammoniak, wohl schliessen, dass die chemische Reizung auf chemischer Veränderung der Nerven- und Muskelsubstanz beruht. Diese Veränderungen werden daher nicht immer durch dieselben Substanzen und unter gleichen Bedingungen herbeigeführt, da jene Organe eine verschiedene chemische Constitution besitzen.

Einige sonst ganz indifferente Substanzen scheinen dadurch zu reizen, dass sie den Organen Wasser entziehen. Dazu gehören concentrirte Lösungen von Zucker, ferner das Glycerin. Es ist bekannt, dass bei der Vertrocknung des motorischen Nerven Zuckungen in den Muskeln auftreten, welche bei der Befeuchtung mit 0,6% Chlornatriumlösung wieder verschwinden. Der schnelle Wasserverlust ist also mit Erregung verbunden. Auch die Einwirkung concentrirter neutraler Alkalisalze hat man zum Theil durch die Wasserentziehung zu erklären gesucht (v. Harless). Ferner verursacht auch eine schnelle Wasserimbibition Erregungen in Nerven und Muskeln, wenn man dieselben in destillirtes Wasser einlegt. Wird durch die Blutgefässe der Muskeln destillirtes Wasser geleitet, so treten in ihnen unregelmässige flimmernde Zuckungen auf, bis die Reizbarkeit durch Absterben erloschen ist (v. Wittich).

Der elektrische Reiz. — Dass die Elektricität ein Reiz für die thierischen Organe ist, hatte man an den Wirkungen der Reibungselektricität mit Hilfe der Elektrisirmaschine, der Leydner'schen Flasche zuerst erkannt. Die statische Elektricität wird aber zu praktischen oder theoretischen Zwecken zur Reizung wenig benutzt. Man bedient sich vielmehr entweder des constanten Stromes, welcher durch galvanische Elemente erzeugt wird, oder des Inductionsstromes.

Der constante elektrische Strom erregt die Muskeln und Nerven vornehmlich im Momente der Schliessung und der Oeffnung. So lange er in constanter Stärke durch die Organe hindurchfliesst, sind meistentheils keine oder nur schwache Erregungen zu beobachten. Es ist das Gesetz der elektrischen Reizung von du Bois-Reymond in eine allgemeinere Form gebracht worden. Dasselbe lautet: „Eine Erregung findet statt, wenn die Stromstärke, resp. Stromdichte, im Nerven und Muskel sich mit gewisser Geschwindigkeit ändert, sowohl wenn dieselbe wächst, oder wenn sie sinkt.“ Diese Geschwindigkeit ist beim Schliessen und Oeffnen des Stromes eine sehr grosse; aber wenn man mit Hilfe einer Vorrichtung den Strom in einem kurzen Zeitraum zu einer gewissen Stärke anwachsen lässt, oder wenn man ihn wiederum sinken lässt, so finden ebenfalls Erregungen statt. Dies ist auch der Fall, wenn der Strom von einer schon bestehenden Stärke an zunimmt, oder wenn er um einen gewissen Werth sinkt. Wenn man hingegen einen elektrischen Strom vom Nullwerthe ab allmählig im Nerven oder Muskel anwachsen lässt,

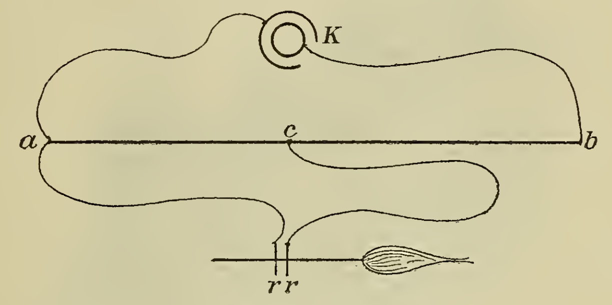


Fig. 68. Rheochord.

ihn gewissermaassen einschleicht, so treten keine Wirkungen auf, ebenso wenig beim allmähligen Sinken der Stromstärke.

Dieses Gesetz der elektrischen Erregung lässt sich am besten mit Hilfe des Rheochords nachweisen. Dasselbe besteht in der einfachsten Form aus einem dünnen Metalldraht ab (s. Fig. 68), dessen Enden der Strom einer Kette K zugeleitet wird. Vom Punkte a und einem verschiebbaren Contaktpunkte c geht die Leitung zu den Elektroden rr, über welche der motorische Nerv gelegt wird. Stellt man den Punkt c dicht an a heran, so ist nach den Gesetzen der Stromverzweigung die Stromstärke im Nerven Null; es wächst dieselbe im Nerven, je weiter man den Punkt c nach b hin verschiebt. Beim langsamen Hin- und Herschieben treten keine Zuckungen im Muskel auf, geschieht dies aber mit grösserer Geschwindigkeit, so zuckt der Muskel jedesmal. Die Erregungen werden daher durch positive oder negative Schwankungen der Stromstärke hervorgerufen.

Man kann das Gesetz der elektrischen Erregung statt auf die Stromstärke auch auf die Stromdichte im Nerven oder Muskel beziehen. Die Stromdichte in jedem Punkte eines Leiters ist bekanntlich die Stromstärke, dividirt durch den Querschnitt desselben. Da sich in dem beschriebenen Versuche der Querschnitt gleichbleibt, so ändert sich proportional mit der Stromstärke auch die Dichte. Man kann

daher auch sagen, dass durch eine Aenderung der Stromdichte im Nerven oder Muskel eine Erregung erzeugt wird.

Es hat hiernach den Anschein, als ob der elektrische Strom während seiner Dauer im Nerven und Muskel keine Veränderungen hervorbringe. Dies ist keineswegs der Fall. Diese Vorgänge sollen aber erst in einem späteren Abschnitt (s. 10. Cap. 2.) im Zusammenhange abgehandelt werden. Aus ihnen wird hervorgehen, dass die Erscheinungen der elektrischen Erregung mannigfachen Modificationen unterliegen können.

Man bedient sich zum Zwecke der elektrischen Reizung ferner der Inductionsströme, welche man mit dem von du Bois-Reymond eingeführten Schlitteninductorium erzeugt (Fig. 69A). Der Strom einer Kette wird durch die primäre Spirale hindurchgeleitet, und es werden beim Schliessen und Oeffnen desselben in der secundären Spirale Inductionsströme erzeugt, welche man durch Elektroden dem Nerven oder

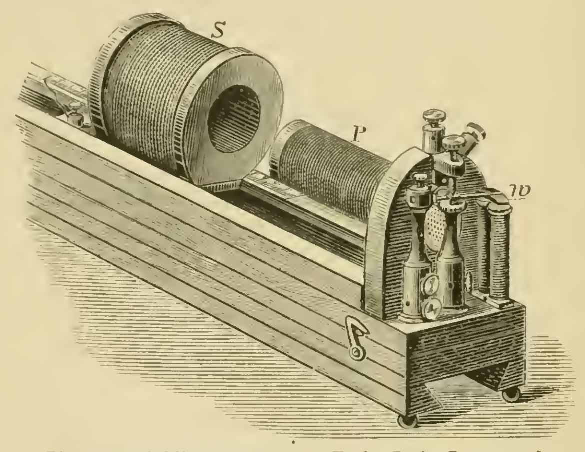


Fig. 69A. Schlittenapparat von E. du Bois-Reymond: *P* primäre Spirale, *S* secundäre Spirale, *w* Wagner'scher Hammer.

Muskel zuführt. Jeder einzelne Inductionsschlag ruft eine Zuckung des Muskels hervor, lässt man aber mit Hilfe des Wagner'schen Hammers die Inductionsschläge schnell auf einander folgen, so entsteht ein Tetanus des Muskels. Auf diese Weise lassen sich die Nerven und Muskeln am erfolgreichsten tetanisiren. Die kurzdauernden Inductionsströme haben desshalb eine kräftige physiologische Wirkung, weil sie zu einer bedeutenden Stärke ansteigen können und weil sie sehr schnell entstehen und verschwinden. Nach dem Gesetze der elektrischen Reizung hat aber die Dauer des Stromes keinen wesentlichen Einfluss auf die Stärke der Erregung, sondern hauptsächlich die Schnelligkeit des Entstehens und Verschwindens und die Stärke desselben.

Man beobachtet, dass der Oeffnungsinductionsschlag der secundären Spirale eine stärkere Erregung zur Folge hat als der Schliessungsinductionsschlag. Das kommt daher, dass der letztere eine geringere Stromstärke besitzt als der erstere. Dagegen hat zwar der Schliessungsinductionsstrom eine längere Dauer als der Oeffnungsinductionsstrom; aber dies trägt zur Grösse der Erregung nicht wesentlich bei. Lassen

wir hingegen beide Ströme durch einen Multiplicator gehen, so geben sie gleich grosse Ablenkungen der Nadel in entgegengesetzten Richtungen.

Um die beiden Ströme an Stärke und Dauer annähernd gleich zu machen, wendet man die Helmholtz'sche Modification des Wagner-schen Hammers an.

In Fig. 69B sind die Verbindungen angegeben, welche an dem Wagner'schen Hammer angebracht werden. Bei der gewöhnlichen Einrichtung geht der Strom der Batterie *b* zur Säule *a* in den Hammer *h*, in die obere Metallspitze *o*, die primäre Spirale *P*, durch die Windungen des kleinen Elektromagneten *e*, zur Säule *c* und zur Batterie zurück. Die Leitung *do* ist fortgenommen, und die untere Spitze *u* soweit gesenkt, dass sie mit dem Hammer *h* nicht in Berührung kommt. Wird die obere Spitze *o* bis zum Contakt mit dem Hammer gesenkt, so geräth

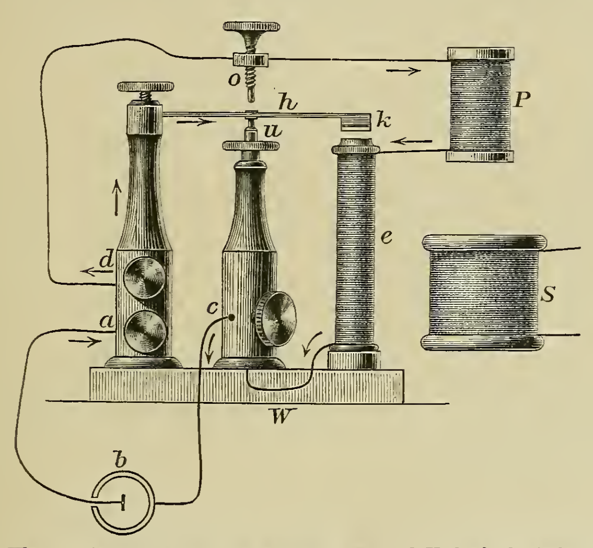


Fig. 69B. Wagner'scher Hammer mit gewöhnlicher und Helmholtz'scher Einrichtung.

er in Schwingungen, da der Anker *k* vom Elektromagneten *e* angezogen und der Strom bei *o* unterbrochen wird. Indem der Hammer durch seine Elasticität zurückschwingt, wird der Strom periodisch geschlossen und geöffnet.

Bei der Helmholtz'schen Einrichtung wird die Leitung *do* hergestellt, die Spitze *o* gehoben, wie es die Figur darstellt. Der Strom geht von *b* nach *a*, durch *do* direct in die primäre Spirale *P*, durch die Windungen des Elektromagneten *e* und von *c* zur Batterie zurück. Der Anker *k* wird daher angezogen. Stellt man nun den Contakt der Spitze *u* mit *h* her, so schwingt der Hammer wieder zurück, da der grösste Theil des Stromes auf dem kurzen Wege von geringem Widerstande *auc* zur Batterie zurückkehrt. Durch die Schwingungen des Hammers wird der Strom in die primäre Spirale periodisch eingeleitet.

Fig. 69C giebt den Verlauf der Ströme in Curven an. Die Abscissen *PP* und *SS* bedeuten die Zeit für den Vorgang in der primären

und secundären Spirale. Wenn der Strom zur Zeit t_0 in die primäre Spirale eintritt, so steigt er in einer Curve bis zum Momente t_1 zur vollen Höhe p auf, da seine Entstehung durch die Selbstinduction in der primären Spirale verzögert wird. Der hierdurch inducirte Strom in der secundären Spirale ist durch die Curve s angegeben; er ist dem primären Strom entgegen gerichtet. Wird im Momente t_2 der primäre Strom durch den Wagner'schen Hammer geöffnet, so sinkt er fast momentan in der steilen Curve be ab. Der dem primären gleichgerichtete Oeffnungsinductionsstrom O steigt daher steil zu hoher Intensität auf und hat sehr kurze Dauer. Wenn dagegen bei der Helmholtz'schen Einrichtung der Contakt bei u (Fig. 69B) hergestellt wird, so verschwindet der Strom in der primären Spirale nicht momentan, sondern sinkt durch Selbstinduction (Extrastrom) in der Curve bt_3 ab; der hierdurch erzeugte Oeffnungsinductionsstrom o in der secundären Spirale hat daher geringere Intensität aber längere Dauer als O.

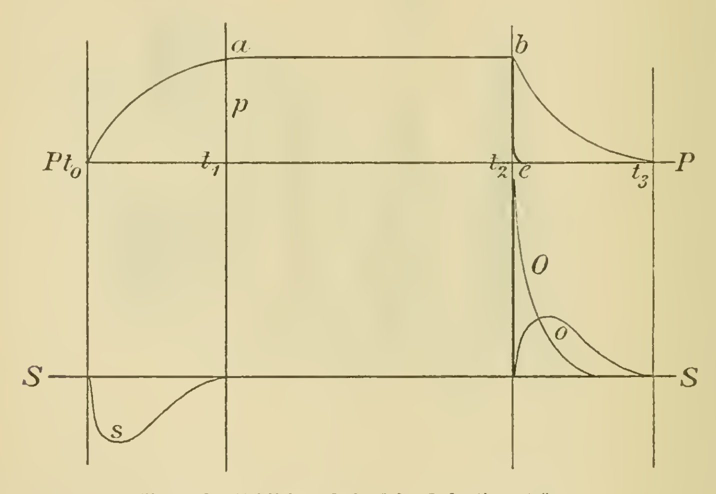


Fig. 69 C. Zeitlicher Verlauf der Inductionsströme.

Die elektrische Reizung hat mehrfache Vorzüge vor den übrigen Arten der Reizung. Erstens verändert sie, wenn die Ströme eine gewisse Stärke nicht überschreiten, am wenigsten die Constitution der Organe. Zweitens sind wir im Stande, die Reizgrösse sehr fein abzustufen, indem wir die Stärke der Ströme variiren. Wir können die geringste Stärke des constanten und des Inductionsstroms ausfindig machen, welche eben eine merkliche Erregung hervorruft. Diese Reizgrösse nennt man die „minimale" oder die Reizschwelle. Durch Verstärkung der Ströme können wir zu einer maximalen Reizgrösse gelangen, welche das sichtbare Maximum der Erregung hervorbringt. Wir können endlich auch übermaximale Reize einwirken lassen.

Der elektrische Reiz besitzt drittens noch den grossen Vorzug, dass wir ihn den Organen des lebenden Körpers leicht zuführen können, indem wir geeignete Elektroden auf die Haut oberhalb der Muskeln oder Nerven aufsetzen. Daher wird der elektrische Strom in der medicinischen Praxis vornehmlich zur Reizung angewendet.

Der thermische Reiz. — Auch die Wärme und Kälte rufen Erregungen hervor, wenn sie auf Nerven und Muskeln einwirken. Von Eckhard ist beobachtet worden, dass Eintauchen des motorischen Nerven in Wasser von 50—60° C. Zuckungen in dem Muskel erzeugt. Besser ist es, den Nerven in erwärmtes Oel zu bringen, da Wasser chemische Reizung zur Folge haben kann. Auch während des Abkühlens auf —4 bis —6°C., wobei der Nerv gefriert, hat Eckhard Zuckungen beobachtet.

Man hat eine Zeit lang geglaubt, dass die thermischen Erregungen vornehmlich durch die Schwankungen der Temperatur in positiver oder negativer Richtung entstehen. Dies ist aber, wie es scheint, nicht ausschliesslich der Fall. Rosenthal hat den motorischen Nerven langsam in Oel erwärmt und gefunden, dass bei einer Temperatur von 40 bis 45° C. tetanische Zuckungen in dem Muskel auftreten. Bei weiterer Erwärmung nimmt die Reizbarkeit des Nerven ab, stellt sich aber beim Sinken der Temperatur wieder her, wenn die Temperatur nicht über 60—70° gestiegen war. Bei 70° C. erlischt die Erregbarkeit vollständig.

Der Muskel zeigt auf thermische Reize keine sehr deutlichen Reaktionen bis zur Erwärmung auf 45—50° C. Bei dieser Temperaturgrenze zieht er sich kräftig zusammen, indem er zugleich abstirbt und in den Zustand der Starre verfällt (s. d. Cap. 3.).

Hat man die Organe vollständig gefrieren lassen, so ist beim Wiederaufthauen die Erregbarkeit vollständig erloschen (Hermann). Frühere Angaben, nach denen die Reizbarkeit zuweilen wiederkehren soll, beruhen wohl darauf, dass im Innern die Fasern nicht ganz gefroren waren. (Vergl. indess S. 2. Anmerk.)

Eigene Irritabilität der Muskeln. Wirkung des Curare. — Es ist lange Zeit streitig gewesen, ob den Muskeln an sich ohne Betheiligung der intramuskulären Nerven eine eigene Irritabilität zukäme. Haller vertrat die Ansicht, dass die Muskeln besondere Irritabilität besitzen, aber er wie seine Anhänger konnten keine strengen Beweise hierfür liefern. Diese Streitfrage ist erst in neuerer Zeit von Kühne mit Erfolg behandelt worden. Für das Vorhandensein einer eigenen Muskelirritabilität spricht erstens das Verhalten der Muskeln und motorischen Nerven gegenüber gewissen chemischen Reizen. Von diesen erscheint besonders die Einwirkung der Ammoniakdämpfe beweisend, da sie den motorischen Nervenstamm nicht reizen, wohl aber den Muskel. Den intramuskulären Nervenfasern kann man wohl mit Recht dieselben Eigenschaften zuschreiben wie denen des Stammes und es käme nur noch in Frage, wie sich die Nervenendorgane bei der directen Reizung des Muskels verhalten. Von Kühne ist nun ferner gezeigt worden, dass Muskelstücke, welche keine Nervenfasern und Nervenendorgane enthalten, auf alle Reize in derselben Weise reagiren wie die nervenhaltigen Parthien des Muskels. Dies lässt sich am genauesten von dem Musc. sartorius des Frosches constatiren, bei welchem der Nerv sich nur im unteren und mittleren Drittel ausbreitet, während das obere Drittel frei von Nervenfasern und Endorganen ist.

Es ist schliesslich auch durch die eigenthümlichen Wirkungen des Curare, des amerikanischen Pfeilgiftes, ein Beweis für das Bestehen einer eigenen Irritabilität des Muskels geführt worden. Dieses Gift

lähmt nämlich die motorischen Endorgane der Nerven im Muskel vollständig, ohne dass der Muskel seine Reizbarkeit verliert.

Das Curare wird als braunes Harz aus dem Safte von Strychnosarten gewonnen und von den Indianern zur Vergiftung der Pfeile auf der Jagd und im Kriege benutzt. Wenn eine kleine Menge desselben durch eine Wunde eindringt, so tritt alsbald eine Lähmung aller willkürlichen Bewegungen ein. Beim Warmblüter und dem Menschen wird daher der Tod durch Aufhebung der Athmung herbeigeführt. An Fröschen jedoch lässt sich feststellen, dass das Gift direct nur die intramuskulären Nervenendigungen angreift. Bernard und Kölliker haben zu gleicher Zeit die Wirkungsweise des Curare ermittelt. Man findet nach einer vollständigen Curarelähmung, dass die Reizung der Nervenstämme keine Contraktionen der Muskeln mehr hervorbringt; wohl aber ziehen sich die Muskeln bei directer Reizung kräftig zusammen. Es lässt sich nun der Eintritt der Lähmung in einem Körpertheil verhüten, wenn man die zuführenden Blutgefässe unterbindet. Legt man z. B. beim Frosch eine Ligatur oberhalb des Kniegelenkes an, so sieht man nach der Vergiftung mit Curare, dass das sonst vollständig gelähmte Thier mit dem Unterschenkel der operirten Seite willkürliche und reflectorische Bewegungen ausführt. Dies geschieht nicht nur, wenn man den Unterschenkel reizt, sondern auch bei der Reizung der Haut an den übrigen gelähmten Körperstellen. Daraus lässt sich schliessen, dass die Centralorgane des Nervensystems nicht gelähmt sind und ebensowenig die sensibeln Nerven. Reizt man nun den Nervus ischiadicus auf der Seite der Unterbindung, so zeigt er sich in seiner ganzen Länge bis zum Plexus sacralis reizbar, während der Nerv der andern Seite keine Wirkungen am Muskel giebt. Die Unterbindung hat daher das Eindringen des Giftes in den Muskel verhindert und die intramuskulären Nerven vor der Lähmung geschützt. Die Fasern des Nervenstammes bleiben dagegen erregbar, obgleich das Curare oberhalb der Ligaturstelle in den Nerven eindringen konnte. Da nun die intramuskulären Nervenfasern von denen des Stammes nicht verschieden sind, so ist man zu der Schlussfolgerung gelangt, dass das Curare die motorischen Endorgane der Nervenfasern lähmt.

Die Endigungen der Nerven des Herzens, obgleich dieses aus quergestreiften Fasern besteht, und die der glatten Muskulatur der Gefässe, des Darmes, der Harnblase u. s. w., auch die Hemmungsnerven und secretorischen Nerven werden vom Curare nicht gelähmt, wenn die Vergiftung nicht eine sehr intensive ist. Das Herz des gelähmten Frosches setzt daher seine Pulsationen ungestört fort. Diese auffällige Differenz im Verhalten des Curare gegenüber den verschiedenartigen Nerven kann nur darauf beruhen, dass die Endorgane der Nerven in dem Herzmuskel, der glatten Faser, in den Drüsen, sowie die der sensibeln Nerven eine von denen in den Skelettmuskeln verschiedene Beschaffenheit besitzen. Indessen sind auch die übrigen Nerven nicht ganz unempfänglich gegen höhere Dosen Curare, da der Herzvagus dadurch gelähmt werden kann. Nach Versuchen von v. Bezold wird auch der Nervenstamm allmählig bei stärkerer Vergiftung gelähmt, und es ist wahrscheinlich, dass durch höhere Dosen auch die Funktion der Centralorgane beeinträchtigt wird. Nach Versuchen von Steiner werden bei wirbellosen Thieren die Centra des Nervensystems durch Curare gelähmt.

Von nicht zu starken Vergiftungen können Frösche, solange das Herz schlägt, sich wieder erholen. Warmblütige Thiere kann man aber auch am Leben erhalten, wenn man künstliche Athmung unterhält (siehe S. 161). Diese ist daher ein Mittel zur Lebensrettung in Fällen von Curarevergiftung beim Menschen. Sehr wichtig ist die Anwendung der Curarelähmung in der experimentellen Physiologie bei Anstellung von Vivisectionen geworden, um bei Beobachtungen der Circulationsvorgänge und anderer Processe die Bewegungen der Thiere auszuschliessen. Seit Einführung dieser Methode durch L. Traube, Ludwig u. A. datirt ein grosser Fortschritt auf diesem Gebiete der Physiologie.

Sehr merkwürdig ist es, dass das Curare, wie auch viele Schlangengifte, vom Magen aus in den Körper gebracht, gar nicht oder nur schwach giftig wirkt. Das Fleisch der vergifteten Thiere ist daher nicht schädlich. Es beruht darauf auch das Verfahren, in Fällen von derartigen Vergiftungen mit dem Munde das Gift aus der Wunde auszusaugen. Man hat dies daraus zu erklären gesucht, dass die Resorption des Curare vom Darm aus sehr langsam vor sich gehe, so dass die Nieren Zeit hätten, die aufgenommenen Mengen wieder auszuscheiden. Hermann giebt an, dass nach Unterbindung der Ureteren Thiere auch vom Magen aus durch Curare vollständig gelähmt werden können. Woher aber dieser Unterschied in der Resorptionsgeschwindigkeit zwischen Darm und Geweben kommen sollte, ist nicht aufgeklärt.

Allgemeines über Reizbarkeit. — Wenn man aus den angegebenen Gründen auch der Muskelfaser eine eigene Reizbarkeit zuerkennt, so ist diese doch nicht ganz unabhängig von der Verbindung mit dem Nerven zu denken. Es giebt im Körper keinen Muskel, der nicht mit Nerven in Verbindung stünde. Die Lebensbedingungen der Muskeln, sowie ihre Reizbarkeit sind vom Nerven durchaus abhängig; denn nach Durchschneidung der Nerven folgt auf die Degeneration des peripheren Nervenstumpfes auch diejenige des zugehörigen Muskels (s. 10. Cap. 3.).

Die Eigenschaft der Reizbarkeit ist nicht nur auf die Organe des Nerven- und Muskelsystems zu beschränken, sondern als eine allgemeine aller lebenden Zellen zu betrachten. Dieselbe äussert sich nur zum Theil in Bewegungserscheinungen, zum Theil auch in Vorgängen anderer Art. Ausser in den Muskeln sehen wir auf Reize Bewegungen in gewissen Zellen, den Flimmerzellen, den amöboiden Zellen auftreten. In anderen Zellen hingegen bewirken die Reize physikalische und chemische Processe anderer Art, wie z. B. Secretionen, Resorptionen oder Wachsthumsprocesse. Man hat daher die Reizbarkeit dem lebenden Protoplasma überhaupt zuzuschreiben. In diesem Sinne hat Virchow dem Begriffe der Reizbarkeit eine allgemeinere Bedeutung beigelegt.

Erregbarkeit des Muskels. — Man kann die Erregbarkeit des Muskels mit der des motorischen Nerven vergleichen, wenn man sich des elektrischen Reizes bedient. Man muss zu diesem Zwecke nach dem Verfahren von Rosenthal einen Nerven auf einen Muskel auflegen und durch beide Ströme derselben Stärke hindurchleiten, damit auch die Dichtigkeit in beiden eine gleiche sei. Würde man die Organe hinter einander in einen Kreis einschalten, so würde in dem dünneren Nerven die Dichtigkeit eine grössere sein. Man sieht nun,

wenn man Nerv und Muskel zusammen zwischen dieselben Elektroden gebracht hat, bei den schwächsten Strömen zuerst den Muskel des gereizten Nerven und erst bei Verstärkung der Ströme den direct gereizten Muskel zucken. Dies ist auch der Fall, wenn der angewendete Muskel nicht curarisirt ist, woraus zu schliessen ist, dass die motorischen Nervenendorgane weniger erregbar sind, als der Nervenstamm. Ist der Muskel curarisirt, so ist der wahrgenommene Unterschied ein noch grösserer. Vergleichen wir daher zwei Muskeln, von denen der eine curarisirt ist, in derselben Weise mit einander, so finden wir den curarisirten weniger erregbar. Die Nervenendorgane sind daher erregbarer als die Muskelsubstanz.

1. Die mechanischen Vorgänge im Muskel.

Formveränderung des Muskels. — Bei der Zusammenziehung erleidet der Muskel eine Gestaltsveränderung, welche der genaueren Untersuchung unterworfen worden ist. Man erkennt durch die blosse Wahrnehmung mit dem Auge, dass der Muskel bei der Contraktion kürzer und dicker wird. Der Physiker Erman hat zu ermitteln gesucht, ob bei der Contraktion das Volumen des Muskels eine merkliche Aenderung erleidet. Er brachte Aalschwänze in ein mit Wasser gefülltes Gefäss, dessen Deckel mit einem engen senkrechten Röhrchen versehen war. In das Gefäss gingen Drähte luftdicht hinein, durch welche elektrische Ströme zugeführt werden konnten. Während der Reizung bemerkte er eine kleine Senkung der Wassersäule im Röhrchen, woraus er schloss, dass die Muskelsubstanz sich bei der Contraktion ein wenig verdichte. Diese bis in die neuere Zeit gültig gewesene Ansicht ist aber von Ewald widerlegt worden, indem er durch genauere Beobachtungen nach derselben Methode festgestellt hat, dass die Höhe der Wassersäule in dem Röhrchen dieselbe bleibt. Der Muskel behält also bei der Contraktion dasselbe Volumen.

Formveränderung der Muskelfaser. — Auch die Muskelfaser erleidet bei der Zusammenziehung dieselbe Gestaltsveränderung wie der Muskel in toto. Die alte Ansicht von Prevost und Dumas, dass die Muskelfasern bei der Contraktion sich zickzackförmig biegen, ist längst widerlegt. Brücke hat durch mikroskopische Beobachtung dünner Muskeln nachgewiesen, dass die Fasern bei der Zusammenziehung dicker und kürzer werden. Zugleich lässt sich dabei wahrnehmen, dass die Querstreifen sich einander nähern. Dies hat Ranvier in sinnreicher Weise bestätigt, indem er bemerkte, dass ein dünner Muskel ein Gitterspektrum erzeugt, wenn man Sonnenlicht von einem schmalen Spalt her durch ihn hindurchfallen lässt. Das Spektrum entsteht in diesem Falle, wie bei einem Nobert'schen Gitter, welches aus einer mit feinen eingeritzten Linien versehenen Glasplatte besteht, durch die Querstreifen der Faser. Je näher diese Linien an einander gereiht sind, desto länger ist ein solches Spektrum. Ranvier sah nun, dass das Spektrum des Muskels sich bei der Contraktion verlängert, zum Beweise, dass die Querstreifen an einander rücken.

An den Muskelfasern von Insecten (Hydrophilus piceus) lassen sich im frischen Zustande Contraktionen beobachten, welche wellen-

förmig über die Faser hinlaufen. An diesen haben Merkel, Engelmann u. A. Untersuchungen über das Verhalten der Querscheiben angestellt. Die contrahirten Fasern lassen sich auch durch Reagentien angeblich unverändert in Präparaten fixiren und mit ruhenden Fasern vergleichen. Man sieht bei der Betrachtung in gewöhnlichem Lichte auf der Höhe der Contraktionswelle (s. Fig. 70) eine scheinbare Vertauschung der hellen und dunkeln Substanz auftreten, indem die Zwischenscheiben dunkel, die Querscheiben hell erscheinen — „Umkehrungsstadium". Davon existirt ein Zwischenstadium, in welchem der Unterschied zwischen heller und dunkler Substanz fast aufgehoben scheint — „Uebergangsstadium". Es ist aber von Engelmann gezeigt worden, dass hierbei keine Vermischung oder Vertauschung der beiden Substanzen in der Fibrille stattfindet; denn wenn man mit polarisirtem Lichte beobachtet, so sieht man, dass die doppelbrechende Substanz der Querscheiben bei der Contraktion an ihrem Platze bleibt. Der mittlere Theil des Muskelfaches, den Querscheiben entsprechend, bleibt bei gekreuzten Nicols auch in der Contraktion hell, die übrige Substanz erscheint dunkel (s. Fig. 70). Es ist ferner von Engelmann gezeigt worden, dass die Querscheiben bei der Contraktion an Volumen zunehmen, die einfach brechende Substanz an Volumen entsprechend abnimmt. Er deutet dies durch die Hypothese, dass bei der Contraktion Wassermoleküle aus der einfach brechenden Substanz in die doppelbrechende eintreten. Wie dem auch sein möge, jedenfalls beweisen diese optisch wahrnehmbaren Aenderungen der Muskelsubstanz bei der Contraktion, dass molekulare Processe bei diesem Vorgange stattfinden. Die eben angeführte Volumszunahme der doppelbrechenden Substanz steht nicht im Widerspruch mit der früher angegebenen Beobachtung von Brücke, dass die Intensität der Doppelbrechung bei der Contraktion constant bleibt (s. S. 313).

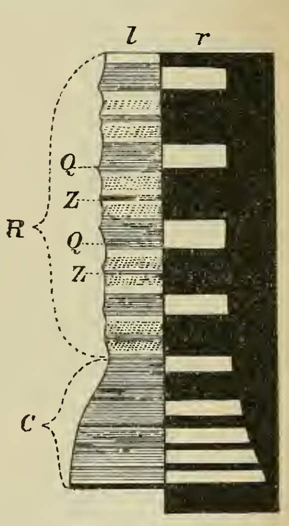


Fig. 70.
Muskelfaser nach Engelmann: *l* im gewöhnlichen, *r* im polarisirten Lichte; *R* Ruhe, *C* Contraktion.

Mechanische Leistung des Muskels. — Die mechanischen Leistungen des Muskels sind das Resultat seiner Thätigkeit und bilden seine eigentliche physiologische Funktion. Diese Leistungen bestehen: 1. in der Erzeugung von mechanischer Arbeit und 2. in der Erzeugung von Spannung.

Mechanische Arbeit wird hervorgebracht, wenn der Muskel ein ihn belastendes Gewicht in die Höhe hebt. Nach den Regeln der Mechanik ist die Grösse der geleisteten Arbeit gleich dem Gewicht p multiplicirt mit der Hubhöhe h, also gleich $p \cdot h$. Wenn der Muskel in seiner Contraktion durch Fixiren der Endpunkte gehindert ist, wird in demselben nur Spannung erzeugt.

Elasticität des ruhenden Muskels. — Bei den mechanischen Leistungen des Muskels kommt seine Elasticität wesentlich in Betracht. Die Versuche des Physikers Wertheim und die von Ed. Weber haben

gelehrt, dass der Muskel, wie die meisten organischen Gewebe, eine unvollkommene Elasticität zeigt; d. h. die Dehnungen wachsen nicht proportional, sondern in abnehmendem Maasse mit der zunehmenden Belastung. Es sei in Fig. 71 *L* die Länge des ruhenden Muskels in unbelastetem Zustande, die „natürliche Länge". Die Belastungen *1, 2, 3* u. s. w. seien in gleichen Abständen auf der horizontalen Linie *an* aufgetragen, und die entsprechenden Dehnungen seien d_1, d_2, d_3 u. s. w., so dass der Muskel die Längen $L + d_1$, $L + d_2$ u. s. w. bei wachsenden Belastungen annimmt. Eine horizontale Linie verbinde die oberen Endpunkte der verschieden belasteten Muskeln. Die krumme Linie, welche die unteren Endpunkte der gedehnten Muskeln mit einander verbindet, nennt man die Dehnungscurve des ruhenden Muskels. Sie bildet eine nach unten convexe Curve, welche einer Hyperbel ähnlich ist. Der Elasticitätsmodulus (oder Coefficient) des Muskels ist nicht constant, da die Dehnungen nicht proportional den

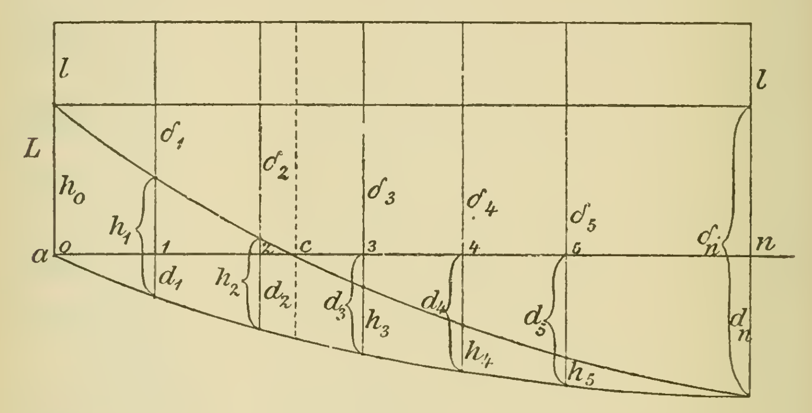


Fig. 71. Diagramm der Muskeldehnung und -Contraktion nach L. Hermann.

Gewichten sind. Vielmehr nimmt dieser Werth mit zunehmender Dehnung beständig zu. Von Wundt wird für denselben die Zahl 0,2734 kg angegeben, bezogen auf 1 qmm Querschnitt.

Man beobachtet, wie namentlich bei allen unvollkommen elastischen Körpern, auch am Muskel eine elastische Nachwirkung, d. h. er dehnt sich durch angehängte Gewichte mit der Zeit immer mehr aus; doch ist die Grenze beim Muskel in einigen Minuten annähernd erreicht. Man beobachtet ferner beim Abnehmen der Gewichte, dass er sich nicht gleich oder überhaupt nicht mehr auf seine frühere Länge wieder zusammenzieht. Die Elasticitätsgrenze des Muskels ist daher keine ganz scharfe. Die Zerreissung durch Belastung tritt bei Muskeln älterer Individuen früher ein als bei denen jüngerer (Landois).

Methode der Versuche. — Um die Hubhöhe des Muskels zu messen, ebenso die wechselnden Längen, welche er bei Belastungen annimmt, hat Ed. Weber denselben senkrecht aufgehängt, durch seinen unteren Endpunkt einen langen, horizontal ausgespannten Coconfaden gezogen und mit einem Fernrohr die Lage des Fadens gegen eine dahinter befindliche Scala beobachtet. Jetzt bedient man sich bequemer des Myographions, welches von Helmholtz in die

Physiologie eingeführt ist. Es besteht aus einem einarmigen Hebel (s. Fig. 75 A), dessen Ende eine Schreibspitze trägt. An einem Punkte des Hebels, in der Mitte oder näher dem Drehpunkt, greift der Muskel, welcher senkrecht darüber befestigt ist, an demselben an. Die Schreibspitze des Hebels schreibt auf einem Cylinder oder auf einer Schreibplatte die Zusammenziehungen oder Dehnungen des Muskels in vergrössertem Maassstabe auf. Die Belastungen werden auf eine an dem Hebel angebrachte Waagschale aufgelegt. Der Schreibstift zeichnet bei der Contraktion oder Dehnung eine senkrechte Linie. Zu anderen, später zu beschreibenden Zwecken kann man den Cylinder oder die Schreibplatte in Bewegung setzen, um Curven zu verzeichnen (s. S. 335).

Zur Reizung des Muskels verwendet man am besten Inductionsströme, welche man dem Muskel direct oder seinem Nerven zuleitet.

Mechanische Arbeit des Muskels. — Wenn man von den schwächsten Reizen ausgeht und dieselben allmählig verstärkt, so zieht sich der Muskel immer stärker zusammen, bis er eine maximale Verkürzung angenommen hat. Anfangs wachsen die Verkürzungen nahezu proportional den zunehmenden Reizen, dann immer langsamer als diese.

Die Hubhöhe oder die Verkürzungsgrösse eines Muskels ist am grössten, wenn derselbe gar nicht belastet ist und mit einem Maximalreiz erregt wird. Die Belastung Null ist in Wirklichkeit nicht herstellbar, da der Muskel immer mit seinem eigenen Gewichte belastet ist und bei sehr geringer Belastung nicht gestreckt sein würde. Man geht daher bei der Messung immer von einer kleinen Belastung aus, welche die Fasern eben zu strecken vermag.

Ed. Weber hat gefunden, dass ein unbelasteter Muskel vom Frosch in gut reizbarem Zustande sich um 65—85 % seiner Länge, also etwa bis auf ¼ derselben in maximo zusammenziehen kann. Dies lässt sich nur an regelmässig gestalteten Muskeln genauer feststellen, deren Fasern gleich lang und parallel gelagert sind (M. hyoglossus, sartorius und andere vom Frosch).

Die Hubhöhen eines Muskels, welcher mit gleich starken Reizen erregt wird, nehmen mit wachsender Belastung continuirlich ab. Diese Abnahme der Hubhöhen erfolgt Anfangs langsam, solange die Gewichte noch nicht gross sind, dann kommt ein Stadium, in welchem mit wachsender Belastung die Hubhöhen schneller abnehmen, und schliesslich nehmen sie bei den grössten noch anwendbaren Gewichten wieder langsamer ab.

Es folgt aus den angeführten Beobachtungen, dass die mechanische Arbeit des Muskels, das Product der Hubhöhe und Belastung, mit der zunehmenden Belastung Anfangs schnell, dann langsamer bis zu einem gewissen Maximum steigt und bei weiterer Belastung wieder sinkt. Da der Muskel durch die Belastung entsprechend gedehnt und gespannt wird, so kann man diese wichtige Beziehung zwischen Belastung und Arbeitsleistung des Muskels auch so ausdrücken: Es steigt mit zunehmender Dehnung oder Spannung des Muskels die geleistete mechanische Arbeit

zu einem Maximum an und sinkt bei weiterer Zunahme derselben wieder ab.

In der Fig. 71 sind zu der jedesmaligen Belastung und Dehnung die entsprechenden Hubhöhen h_0, h_1, h_2, h_3 u. s. w. eingetragen. Man erkennt, dass h_0 bei der Belastung am grössten ist und dass die Höhen continuirlich sinken: aber h_1 ist nur um weniges kleiner als h_0, wenn das Gewicht 1 ein mässiges ist. Es ist h_2 viel grösser als die Hälfte von h_1, und so nehmen die Hubhöhen in viel geringerem Verhältniss ab, als die Gewichte wachsen. Bei der Belastung Null ist die geleistete Arbeit $0 \cdot h_0$ gleich Null, wie gross h_0 auch sein möge. Es ist daher nach der Figur augenscheinlich:

$$0 \cdot h_0 < 1 \cdot h_1 < 2 \cdot h_2 < 3 \cdot h_3 > 4 \cdot h_4 > 5 \cdot h_5 \ldots n \cdot 0.$$

Es würde also in dem gedachten Falle ein Maximum der mechanischen Arbeit ungefähr bei $3 \cdot h_3$ liegen.

Das Verhalten des Muskels verschiedenen Belastungen gegenüber muss als ein sehr wichtiges angesehen werden, welches für seine Funktion von grosser Bedeutung ist. Der Muskel besitzt die Fähigkeit, seine Leistungen innerhalb weiter Grenzen den Ansprüchen anzupassen, welche an ihn gestellt werden. Mit steigenden Anforderungen wachsen seine Leistungen bis zu einer gewissen Grenze. Wird diese überschritten, so tritt Ueberbürdung ein, und seine Leistungen sinken. In dieser Hinsicht verhalten sich alle Organe dem Muskel ähnlich.

Es ist das Wachsen und Sinken der Muskelleistung nur richtig zu verstehen, wenn man nach dem Gesetze von der Erhaltung der Kraft (s. S. 18) davon ausgeht, dass bei der Reizung des Muskels die in ihm aufgespeicherten Spannkräfte ausgelöst werden. Der Mechanismus der Auslösung ist ein solcher, dass die Menge der ausgelösten Spannkraft von dem Zustande der Spannung, in welchem sich der Muskel befindet, abhängig ist. Bei der Spannung Null ist die frei werdende Spannkraftsmenge am geringsten, sie wächst bis zu einer gewissen Spannung und nimmt darüber hinaus wieder ab.

Es muss indess hierzu bemerkt werden, dass die mechanische Arbeit des Muskels nicht die ganze Summe der in ihm ausgelösten Spannkräfte misst, sondern dass ausserdem Wärme entsteht. Es kann daher dieser Vorgang erst unter Berücksichtigung der Wärmeerzeugung eingehender behandelt werden (s. d. Cap. 4.).

Bei den Versuchen von Ed. Weber wurde der Muskel tetanisch gereizt. Man gelangt aber auch zu demselben Resultate, wenn man die Gewichte vom Muskel nur in einzelnen Zuckungen heben lässt. Heidenhain hat gefunden, dass auch in diesem Falle die Arbeitsleistungen in derselben Weise mit wachsendem Gewichte zunehmen und dann wieder abnehmen.

Ueberlastung. — Bei der bisher beschriebenen Art der Arbeitsleistung wurde das spannende Gewicht vorher an den ruhenden Muskel gehängt, so dass er dadurch gedehnt wurde. Diese Methode des Versuchs nennt man die Belastungsmethode. Es ist von Helmholtz noch eine andere Art des Versuchs angegeben worden, die Ueberlastungsmethode, bei welcher der ruhende Muskel vor der Contraktion nicht durch das Gewicht, welches er heben soll, gespannt wird. Zu diesem Zwecke unterstützt man dieses Gewicht, indem

man den Myographionhebel auf einer Unterlage ruhen lässt. Die Spannung des Muskels in der Ruhe kann man von Null bis zu einem beliebigen Werthe wechseln und sog. Ueberlastungen in verschiedener Grösse an den Myographionhebel anhängen. Ist nun z. B. die Belastung des ruhenden Muskels Null und lässt man die Ueberlastungen allmählig wachsen, so contrahirt sich der Muskel jedesmal von seiner natürlichen Länge aus. Es nehmen mit steigender Ueberlastung die Hubhöhen ab, aber die mechanische Arbeit wächst auch in diesem Falle bis zu einer bestimmten Ueberlastung an. Bei weiterer Ueberlastung sinkt sie, bis sie bei einem Gewichte, welches der Muskel nicht mehr abzuheben vermag, Null ist. In diesem letzteren Falle erzeugt der Muskel nur Spannung.

Aus den Ueberlastungsversuchen lässt sich schliessen, dass die Erzeugung der mechanischen Arbeit im Muskel wesentlich von der Spannung beeinflusst wird, welche er im contrahirten Zustande annimmt. Im lebenden Körper werden die Muskeln durch die Lasten, welche sie heben, nicht sehr weit über ihre natürliche Länge gedehnt, da die Skeletttheile dieses verhindern. Es kommt hier die Arbeitsleistung hauptsächlich unter der Bedingung der Ueberlastung zur Geltung.

Arbeit mit Entlastung. — Eine andere Art der Arbeitsleistung ist diejenige, bei welcher der Muskel allmählig entlastet wird. Diese kommt ebenfalls im Körper häufig vor, z. B. beim Steigen, wobei die Streckmuskeln des Ober- und Unterschenkels während ihrer Zusammenziehung bis zur Streckung im Kniegelenk allmählig entlastet werden. Diese Art der Arbeitsleistung ist für die Muskeln eine sehr günstige, wie Fick durch Versuche am isolirten Muskel gezeigt hat.

Weber'sche Theorie. — Ed. Weber stellte die Theorie auf, dass die Contraktion des Muskels durch elastische Kräfte zu Stande komme. Nach dieser Theorie kann man sich vorstellen, dass der Muskel sich bei der Reizung in einen elastischen Strang von geringerer Länge verwandle und sich daher vermöge einer in ihm entwickelten elastischen Spannung zusammenziehe. Diese Umwandlung kann sich natürlich nur durch eine innere molekulare Aenderung vollziehen, bei welcher die Moleküle eine neue Gleichgewichtslage annehmen.

Denkt man sich nun den unbelasteten contrahirten Muskel als einen Körper von bestimmter Elasticität, so kann man nach der Weber'schen Theorie zu der Hubhöhe bei gewisser Belastung auch auf folgendem Wege gelangen.

Es sei die Länge des ruhenden belasteten Muskels gleich $L + d$, die Länge des unbelasteten contrahirten Muskels l und seine Dehnung durch dasselbe Gewicht δ, so ist die entsprechende Hubhöhe $h = (L + d) - (l + \delta)$. Um den Versuch auszuführen, reizt man den unbelasteten Muskel und hängt an ihn verschiedene Gewichte an. In Fig. 71 ist nach L. Hermann das Ergebniss dieser Betrachtung graphisch dargestellt. Die Linien l, l bedeuten die Längen des unbelasteten contrahirten Muskels, die Linien δ_1, δ_2, δ_3 u. s. w. die Dehnungen desselben durch die Gewichte *1*, *2*, *3* u. s. w.

Nach der Weber'schen Theorie müssten nun die Längen des gedehnten contrahirten Muskels mit den Längen übereinstimmen, welche der Muskel nach der gewöhnlichen Versuchsart bei der Hebung der Gewichte annimmt. Die Curve, welche die unteren Endpunkte des mit zunehmender

Belastung gedehnten contrahirten Muskels verbindet, ist die „Dehnungscurve des contrahirten Muskels". Sie fällt nach der Weber-schen Theorie mit der Curve zusammen, welche in Fig. 71 die oberen Endpunkte der Hubhöhen verbindet. Diese Curve, aus den Hubhöhen construirt, ist nach Weber's Versuchen eine Anfangs fast geradlinig verlaufende, nach unten convex gekrümmte Linie, welche steiler absinkt als die Dehnungscurve des ruhenden Muskels und diese bei einer Belastung n, welche der Muskel nicht mehr merklich heben kann, trifft.

Ed. Weber zog im Sinne dieser Theorie aus den Beobachtungen den Schluss, dass die Dehnbarkeit des contrahirten Muskels grösser sein müsse, als die des ruhenden. Die Fig. 71 zeigt in der That, dass der Werth $\frac{d}{L}$, Dehnbarkeit des ruhenden Muskels, bei allen Belastungen kleiner ausfällt als der Werth $\frac{\delta}{l}$, die Dehnbarkeit des contrahirten Muskels. Dasselbe Resultat erhielt Weber auch durch Beobachtung von Torsionsschwingungen des ruhenden und contrahirten Muskels; die des letzteren erfolgen langsamer als die des ersteren.

Die Dehnungscurve des contrahirten Muskels ist desshalb schwer zu bestimmen, weil sie durch die Ermüdung des Muskels stark beeinflusst wird. Volkmann suchte sie experimentell zu ermitteln, indem er den contrahirten Muskel in einzelnen aufeinander folgenden Reizungen mit zunehmenden und abnehmenden Gewichten belastete. In neuerer Zeit hat Blix einen Apparat construirt, mit welchem man in einem Zuge die Dehnungscurve des contrahirten Muskels bei zunehmendem und die Zusammenziehungscurve bei abnehmendem Gewichte zeichnen kann. In untenstehender Fig. 72 sieht man den Muskel auf dem senkrechten Arm A einer horizontalen Schiene ss befestigt. Er zieht an dem Hebel af, welcher in a auf der Schiene eine feste Axe hat. Die

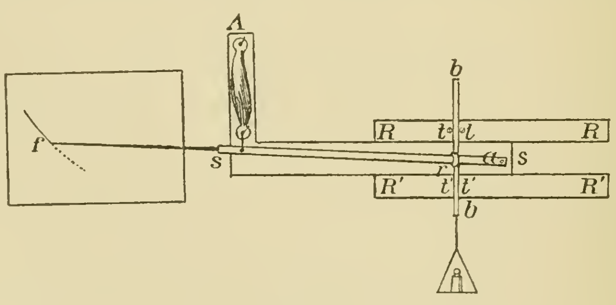


Fig. 72. Myographion von Blix.

Schiene kann horizontal in dem Rahmen RR' hin und her bewegt werden. Die Belastung des Hebels geschieht durch eine Waagschale mit Gewichten, welche an einem Stab bb hängt. Dieser ruht vermittels des Ringes r auf dem Hebel af und kann sich nur auf und ab bewegen, da er durch die Stifte tt' an der seitlichen Bewegung gehindert ist. Schiebt man nun die Schiene nach links, so dass der Ring bei a liegt, so ist die Belastung Null, und schiebt man sie nach rechts, so wächst

die Belastung mit zunehmender Hebellänge ar. Die Dehnung des Muskels wird nun durch den Schreibstift f auf eine berusste Tafel in einer Curve direct verzeichnet. Die so erhaltene Dehnungscurve ist unregelmässig gestaltet und weicht von der Curve in Fig. 71 nach oben oder unten erheblich ab. Auch stimmt die Curve der Zusammenziehung mit ihr nicht überein. Doch ist dies nicht als ein Einwand gegen die Weber'sche Theorie anzusehen, da auch in diesem Falle die Ermüdung und die sog. rückständige Verkürzung (Contraktur) die Resultate beeinflussen müssen.

Die Weber'sche Theorie scheint mir indessen nur insoweit berechtigt, als man den Zustand des Muskels während der Contraktion als einen stationären betrachten kann. Wir werden weiter sehen, dass diese Bedingung auch beim gleichförmigsten Tetanus in Wirklichkeit nicht erfüllt ist, aber die Aenderungen des Zustandes gehen beim Tetanus so schnell vor sich, dass man eine solche Voraussetzung zulassen kann. Bei einer einzelnen Zuckung hat man jedoch zu berücksichtigen, dass der Zustand des Muskels, also auch seine elastischen Eigenschaften sich beständig ändern.

Man kann daher immerhin die Kräfte der Muskelcontraktion als elastische betrachten. Man muss aber dabei im Auge behalten, dass diese nur durch Auslösung chemischer Spannkräfte entstehen, also eine Folge chemischer und physikalischer Aenderung der Muskelsubstanz sind. Wir werden sehen, dass manche weiteren Resultate der Beobachtung mit dieser Auffassung übereinstimmen und dass es sich demnach darum handelt, den Molekularmechanismus zu ergründen, welcher chemische Spannkraft in elastische umsetzt.

Hubhöhe. — Die Hubhöhe der Muskeln ist cet. par. der Länge der Muskelfasern proportional. Bei regelmässig gebauten parallelfaserigen Muskeln stimmt diese Länge unter Abrechnung der Sehnenenden mit der der Muskeln nahezu überein. Bei einem unregelmässig gebauten Muskel muss man die Länge der Muskelfasern (resp. ihren mittleren Werth bei ungleichen Längen) und ebenso den Winkel, welchen sie mit der Längsaxe des Muskels bilden, in Betracht ziehen, um die Hubhöhe desselben abzuleiten. Wenn man sich die Muskeln unbelastet denkt, so hat der Querschnitt, d. h. die Zahl der Muskelfasern, keinen Einfluss auf die Grösse der Verkürzung. Dies ist aber nicht der Fall, sobald der Muskel belastet wird, weil der Querschnitt die Kraft der Zusammenziehung beeinflusst. Im lebenden Körper ist die Verkürzung der Muskeln durch die Verbindung mit den Skeletttheilen erheblich beschränkt.

Muskelkraft. — Die Muskelkraft nennt man die Kraft, mit welcher der Muskel sich zu verkürzen strebt. Man misst dieselbe am besten durch ein Gewicht, welches dieser Kraft das Gleichgewicht hält.

Es ist von vorneherein einleuchtend, dass diese Kraft nur von der Zahl der ziehenden Fasern abhängig sein wird, nicht aber von der Länge der Fasern. Die Muskelkraft ist daher cet. par. proportional dem Querschnitt des Muskels. Unter dem Querschnitt haben wir aber nicht den anatomischen, sondern den physiologischen Querschnitt zu verstehen, welcher gleich der Summe der Querschnitte aller Muskelfasern ist. Bei einem unregelmässig gebauten

Muskel ist der Querschnitt die Fläche, welche alle Muskelfasern senkrecht schneidet; er kann daher eine unregelmässig gekrümmte Fläche sein, wie die Fig. 73 dies für einen gefiederten Muskel angiebt. Man berechnet nach Ed. Weber annähernd den Querschnitt des Muskels, indem man sein Volumen durch die mittlere Länge der Fasern dividirt.

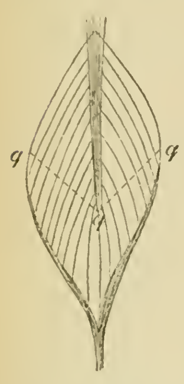


Fig. 73. Physiologischer Querschnitt des Muskels.

Dass die Länge der Fasern keinen Einfluss auf die Kraft haben kann, ergiebt sich aus der Ueberlegung, dass dieselbe nur abhängig sein wird von der Kraft, mit welcher sich zwei benachbarte Querschnitte der Faser einander zu nähern streben. Es verhält sich die Sache ebenso wie bei der elastischen Spannung. Denkt man sich einen elastischen Faden von der Länge l durch ein Gewicht p um die Grösse d gedehnt, so wird ein Faden von demselben Querschnitt und der Länge $2\,l$ durch das Gewicht p um die Länge $2\,d$ gedehnt werden. Die Spannung des Fadens ist in beiden Fällen in jedem kleinsten Theilchen seiner Länge gleich p und daher die Kraft, mit welcher er sich zusammenzuziehen strebt, von der Länge gänzlich unabhängig.

Es giebt im lebenden Körper Muskeln, welche so gebaut sind, dass sie nur eine geringe Zahl von langen Fasern besitzen, und andere, welche aus vielen kurzen Fasern bestehen. Die ersteren haben bei geringer Kraft eine grosse Hubhöhe, die letzteren eine grosse Kraft, aber geringe Hubhöhe. Ein gefiederter Muskel hat kurze Muskelfasern, aber einen grossen physiologischen Querschnitt, er hat daher eine geringere Hubhöhe, aber grössere Kraft, z. B. der M. gastrocn. und soleus. Ein langer Muskel, z. B. der M. sartorius oder hyoglossus, mit langen parallelen Fasern, besitzt eine bedeutendere Hubhöhe, aber geringere Kraft.

Die Messung der Muskelkraft ist von Ed. Weber in folgender Weise ausgeführt worden. Er bestimmte dasjenige Gewicht, welches der Kraft des Muskels bei seiner natürlichen Länge das Gleichgewicht hält. Dies geschah dadurch, dass er ein Gewicht suchte, welches der Muskel bei der Contraktion gerade so hoch hob, als er sich durch dasselbe gedehnt hatte. In der Fig. 71 würde dieses Gewicht in dem Punkte c der Abscisse an liegen. Der Muskel würde während der Zusammenziehung seine natürliche Länge L annehmen.

Diese Methode ist desshalb unzweckmässig, weil das Gewicht durch mehrfaches Probiren gefunden werden muss. Rosenthal hat daher die Methode der Ueberlastung angewendet. Der Hebel, an welchem der Muskel zieht, wird gestützt, und es werden so lange wachsende Gewichte an den Hebel angehängt, als der Muskel sie noch von der Unterlage abheben kann. Durch ein elektromagnetisches Signal, mit Hilfe des du Bois-Reymond'schen Muskelweckers, lässt sich die geringste Hebung des Hebels wahrnehmen.

Ed. Weber hat nun die gefundenen Werthe auf die Einheit des Muskelquerschnitts, und zwar auf 1 qcm, reducirt. Diese Grösse nannte er die absolute Muskelkraft. Für den M. hyoglossus des Frosches fand er 692,2 g. Rosenthal fand für den M. gastrocn. grössere Werthe,

von 2,8—3 kg. Man ersieht daraus, dass die Fasern verschiedener Muskeln keineswegs an Kraft gleich sind. Es kommt ausserdem hierbei wesentlich auf den Zustand der Muskeln und den Grad der Ermüdung an.

Ed. Weber hat auch die absolute Kraft menschlicher Muskeln gemessen, und zwar an den Wadenmuskeln. Wenn wir uns bei aufrechter Stellung auf die Zehen erheben, so heben wir durch die Wadenmuskeln die Last des Körpers vom Fussboden ab. Die Person stellt sich beim Versuch, wie Fig. 74 zeigt, auf den Balken B. Der einarmige Hebel ab, welcher bei a sich in einem festen Lager drehen kann, ruht auf dem Balken B und geht zwischen den Beinen der Person hindurch. In dem Punkte c ist eine Stange s angebracht, welche durch einen Gurt mit dem Becken der Person fest verbunden wird. Das

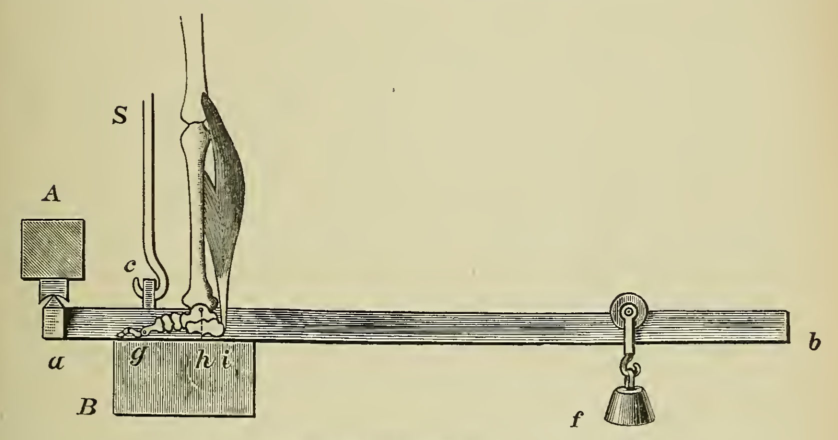


Fig. 74. Absolute Muskelkraft nach Ed. Weber.

Laufgewicht f beschwert den Hebel und wird so eingestellt, dass die Person den Hebel eben noch von der Unterlage abheben kann. Die gehobene Last ist gleich dem Körpergewicht plus dem Laufgewicht mal $\frac{af}{ac}$. Das Gewicht aber, welches die Muskeln in Wirklichkeit heben, muss aus den Hebellängen berechnet werden, welche die Fussknochen bilden. Weber betrachtete den Punkt g, die Köpfchen des ersten und fünften Mittelfussknochens, als den festen Punkt, um welchen sich der Fuss beim Heben des Körpers dreht, den Hebel gh bis zum Ansatz der Achillessehne als den Hebelarm der Kraft und den Hebel gh bis zur Axe des Fussgelenks als den der Last. Henke dagegen nimmt als Hebelarm der Kraft die Entfernung hi und als den der Last die Entfernung gh an. Der von Weber berechnete Werth von etwa 1 kg für die absolute Kraft muss daher nach der Correction von Henke auf etwa 4 kg erhöht werden. In Betracht kommen der M. gastrocnemius, soleus und plantaris, deren Querschnitte an Leichen untersucht wurden.

Henke hat nach der Methode von Weber Messungen der Kraft an den Beugemuskeln des Vorderarms, den Mm. biceps, brachial. und pronat. teres vorgenommen. Er fand an jugendlichen kräftigen Indi-

viduen für die absolute Kraft Werthe von 5—8 kg. Da Weber an sich und älteren Personen kleinere Werthe beobachtet hatte, so scheint hieraus hervorzugehen, dass die absolute Kraft mit dem Alter abnimmt. Der Ernährungszustand des Muskels wird selbstverständlich einen grossen Einfluss auf die absolute Kraft haben, ebenso auch die Uebung der Muskeln.

Um die Kraft des Muskels möglichst schnell zu ermitteln, ohne ihn durch viele Reizungen zu ermüden, hat Fick einen Spannungsmesser construirt, der auf dem Princip der gewöhnlichen Federdynamometer beruht. Damit aber der Muskel bei der Contraktion sich nicht merklich verkürze, wird eine sehr starke Feder verwendet und die kleine Bewegung derselben durch einen langen leichten Hebel vergrössert auf einer Myographiontrommel verzeichnet. Die gezeichneten Spannungshöhen lassen sich empirisch durch Gewichte ausdrücken. Zu demselben Zwecke habe ich nach dem Princip der hydraulischen Waage ein Myodynamometer angegeben; dasselbe besteht aus einer flachen Metallkapsel, welche mit einer Kautschukmembran überzogen ist. Dieselbe ist mit Wasser gefüllt und durch ein Rohr mit einem engen, kleinen Quecksilbermanometer verbunden. Der Muskel drückt durch einen Deckel auf die Membran der Kapsel, ohne sich merklich zu verkürzen, das Quecksilber im Manometer steigt, und durch einen leichten Schwimmer wird die Druckhöhe aufgezeichnet, welche der Spannung des Muskels proportional ist. Diese Apparate haben den grossen Vorzug, die Kraftgrössen unter verschiedenen Bedingungen schnell mit einander vergleichen zu lassen.

Von Schwann ist bereits die Kraft des Muskels nach dem Princip der Ueberlastung in verschiedenen Stadien der Zusammenziehung untersucht worden. Er legte sich die Frage vor, ob in den Muskeln eine Kraft wirke, welche den bekannten Anziehungskräften, den elektrischen und magnetischen, analog wäre. Wenn dies der Fall wäre, so müsste die Kraft der Zusammenziehung mit der Verkürzung zunehmen, weil sich dabei die Muskeltheilchen in der Längsrichtung einander nähern. Schwann fand aber, dass die Kraft der Contraktion um so geringer wird, je mehr sich der Muskel bei der Zuckung dem Maximum der Verkürzung nähert. Er liess den Gastrocnemius eines Frosches an einem Ende eines Waagebalkens nach unten ziehen und legte auf die Schale des anderen Gewichte. Die Bewegung des Waagebalkens, an dem der Muskel zog, wurde aber durch eine Schraube nach oben hin gehemmt, so dass die Gewichte den Muskel in der Ruhe nicht belasteten, also als Ueberlastung dienten. Wenn nun der Waagebalken durch die Schraube tiefer eingestellt wurde, so konnte der Muskel die Gewichte erst abheben, wenn er sich eine gewisse Strecke zusammengezogen hatte, und man bemerkte, dass die Grösse der Gewichte, die er noch abheben konnte, also seine Kraft, immer kleiner wurde, je mehr er sich bereits zusammengezogen hatte. Dieses Resultat ist von Hermann mit Hilfe des Muskelweckers (s. oben) bestätigt worden. Man kann daraus schliessen, dass die Verkürzung nicht auf einer Anziehung der Muskeltheilchen in der Längsrichtung der Faser beruhen kann; wohl aber kann sie, wie schon Meissner und Joh. Müller bemerkten, auf einer Abstossung der Muskeltheilchen in der Querrichtung der Faser beruhen, da diese mit der Verkürzung und Verdickung der Faser ab-

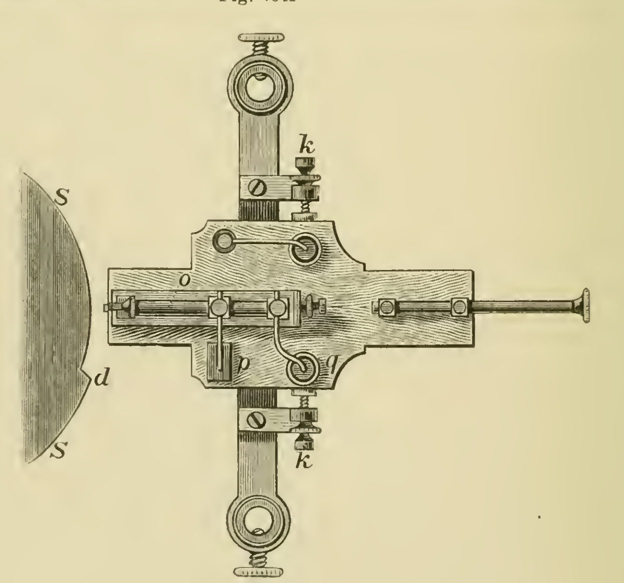
nehmen müsste. Ein solches Verhalten würde mit der elastischen Zusammenziehung eines dehnbaren Stranges gut übereinstimmen; der Schwann'sche Versuch lässt sich daher nach der Weber'schen Theorie recht gut deuten.

Es lässt sich ferner mit Hilfe des oben angegebenen Myodynamometers beobachten, dass die Kraft des Muskels von seiner anfänglichen Spannung abhängig ist. Dehnt man den Muskel über seine natürliche Länge bis zu einer gewissen Grenze, so wächst zunächst seine Spannungszunahme bei der Contraktion, bei weiterer Anfangsspannung nimmt sie aber wieder ab. Das Maximum der Kraft scheint bei einer Dehnung des Muskels zu liegen, welche etwa gleich der grössten Dehnung innerhalb des lebenden Körpers ist. Kraft und Arbeitsleistung der Muskeln wird daher erhöht, wenn sie vor der Contraktion bis zu gewissem Grade gedehnt werden. Dies geschieht häufig im lebenden Körper. Vor dem Sprunge beugen wir die Gelenke des Beines, wobei die Streckmuskeln gedehnt werden; vor dem Wurf holen wir mit dem Arm aus, wobei wir ihn nach hinten bewegen und die Brustmuskeln und Beugemuskeln kräftig dehnen, bevor sie sich zusammenziehen.

Wenn man den Muskel fixirt und erst während der Contraktion frei lässt, so hebt er ein Gewicht auf eine grössere Hubhöhe, als bei freier Zusammenziehung. Es addirt sich dann zu der Hubhöhe noch eine Wurfhöhe, weil der Muskel sich stark spannt und mit grosser Geschwindigkeit zusammenzieht (Fick).

Geschwindigkeit der Contraktion. — Die Schnelligkeit, mit welcher die Zuckung des Muskels erfolgt, lässt sich mit dem Auge nicht schätzen; es sind hierzu genauere Hilfsmittel der Messung erforderlich. Zu diesem Zwecke ist von Helmholtz die sehr fruchtbare Methode der Myographie erfunden worden. Das von ihm construirte Myographion besteht aus folgenden wesentlichen Theilen (s. Fig. 75 A). An dem in i drehbaren Hebel HH zieht der senkrecht darüber befestigte Muskel, dessen untere Sehne mit dem Haken a verbunden wird. Der senkrechte und in e drehbare Arm f des Hebels trägt eine Stahlspitze t, welche die Zuckung auf den mit Russ überzogenen Glascylinder C aufschreibt. Dieser Cylinder wird durch ein Uhrwerk in sehr schnelle Rotation versetzt. Die schwere Schwungscheibe SS dient dazu, die Rotation gleichförmig zu erhalten (die Details des Uhrwerks sind in der Figur fortgelassen). Um zu untersuchen, wie schnell nach Einwirkung des Reizes die Contraktion anhebt, ist es nothwendig, durch eine Einrichtung den Moment, in welchem die Reizung erfolgt, auf dem Cylinder zu markiren. Die Reizung geschieht durch einen Inductionsschlag, welcher eine gegenüber der Zuckung verschwindend kleine Dauer hat. Der Schlag wird nun mit Hilfe der Wippe w erzeugt, welche in Fig. 75 B von oben gesehen dargestellt ist. Dieselbe besteht aus einer horizontalen Axe o, welche zwei nach unten gebogene Drähte trägt, von denen der eine die Metallplatte p berührt, der andere in das Quecksilbernäpfchen q eintaucht. Durch diese beiden Contakte wird der Strom einer primären Spirale hindurchgeleitet, so dass beim Oeffnen in p in der secundären Spirale ein Inductionsschlag entsteht, welcher dem Muskel zugeführt wird. Die Axe besitzt ferner einen nach oben gehenden Arm l (Fig. 75 A), und dieser kann so eingestellt werden, dass er von einem Daumen d der

Fig. 75 A



und Fig. 75 B. Myographion von Helmholtz.

Schwungscheibe getroffen wird. Das Grundbrett der Wippe ist nämlich um eine horizontale Axe *k k* (Fig. 75 B) drehbar, welche zur Axe der Wippe

senkrecht steht. Ist der Arm l gehoben, so geht der Daumen der Schwungscheibe unter ihm vorbei; senkt man den Arm l, so wird die Wippe, wie Fig. 75 B zeigt, umgeworfen, sobald der Daumen an l stösst. In diesem Momente befindet sich die Schreibspitze an einer bestimmten Stelle des Cylinders, und in demselben Moment wird der Muskel gereizt.

Befindet sich der Muskel in Ruhe, so zeichnet die Schreibspitze auf dem Cylinder eine horizontale Linie. Bringt man nun die Wippe in die gesenkte Lage und bewegt die Schwungscheibe langsam mit der Hand, bis der Daumen die Wippe umstösst, so zeichnet der Schreibhebel eine senkrechte Zuckungshöhe. Nunmehr wiederholt man diesen Versuch, nachdem man zuvor dem Cylinder eine schnelle Rotation gegeben hat. Schlägt nun der Daumen die Wippe um, so erhält man auf dem Cylinder eine Curve von bestimmter Gestalt.

Die Zuckungscurve. — Diese Curve wird die Zuckungscurve des Muskels genannt. Auf dieser Curve, wie sie in Fig. 76 abgebildet ist, bedeutet die horizontale gerade Linie tt die Abscisse der Zeit, die senkrechte Linie h bedeutet die Zuckungshöhe, welche der Muskel zeichnet, wenn der Cylinder still steht, nachdem er eben die Wippe umgeschlagen hat. Der mit o bezeichnete Moment ist also derjenige,

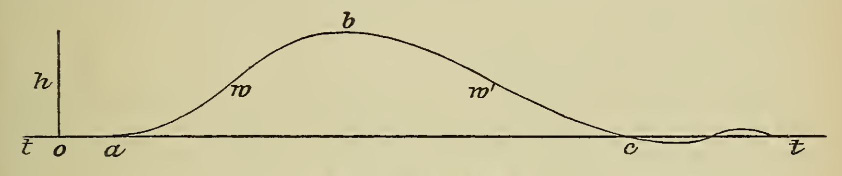


Fig. 76. Zuckungscurve.

in welchem der Schlag auf den Muskel einwirkt. Die Zuckungscurve $a\ b\ c$ giebt in jedem Moment der Zuckung die Hubhöhe des Muskels an.

Die Zuckung beginnt nicht im Momente des Reizes, sondern erst nach einem kurzen Zeitraum, welchen Helmholtz „das Stadium der latenten Reizung" genannt hat. Man sieht, dass die Curve nicht im Momente o beginnt, sondern erst im Punkte a sich merklich von der Abscisse abhebt. Im Momente o hat auch bei schneller Rotation der Inductionsschlag den Muskel gereizt; der Cylinder hat sich aber um die Strecke oa gedreht, bevor der Muskel sich zusammenzog. Die Strecke oa entspricht dem Stadium der latenten Reizung.

Die Zuckungscurve hat im Allgemeinen folgende Gestalt. Sie zeigt einen aufsteigenden Theil ab oder das Stadium der steigenden Energie und den absteigenden Theil bc oder das Stadium der sinkenden Energie; darauf folgen kleine elastische Schwankungen, bis die Curve sich der Abscisse nahezu wieder anschliesst. In dem aufsteigenden Theil erhebt sich die Curve langsam von der Abscisse, wendet zuerst ihre Convexität und dann von dem Wendepunkte w ab ihre Concavität nach unten. Die Geschwindigkeit der Verkürzung des Muskels nimmt in dem ersten Theil bis w zu, in dem zweiten Theil bis zum Maximum der Curve auf Null ab. Die Erschlaffung des Muskels geht dem entsprechend erst mit zunehmender, dann mit abnehmender Geschwindigkeit vor sich. In dem aufsteigenden Theile sieht

man zuweilen kleinere Schwankungen, welche wohl von elastischen Schwingungen herrühren.

Die Dauer der Vorgänge lässt sich durch die Geschwindigkeit des Cylinders messen, so dass man hierdurch den zeitlichen Verlauf der Zusammenziehung erkennt. Die ganze Dauer einer Zuckung beträgt an den Muskeln des Frosches $^1/_5$—$^1/_{10}$ Secunde. Das Stadium der steigenden Energie ist meist ebenso lang wie das der sinkenden; doch erscheint letzteres nicht selten etwas kürzer. In der Thierreihe ist die Zuckungsdauer der Muskeln nicht gleich. Beim Menschen und den Säugethieren beträgt sie etwa $^1/_{10}$ Secunde. Am kürzesten ist sie an den Brustmuskeln geflügelter Insecten, dann folgen die Muskeln der Vögel, dann die der Säugethiere und die der Amphibien und Reptilien; unter letzteren zucken die Muskeln der Schildkröte sehr langsam.

Ranvier hat darauf aufmerksam gemacht, dass sich bei einigen Säugethieren und Vögeln, Kaninchen und Hühnerarten, blasse und rothe Muskeln vorfinden. Sie unterscheiden sich physiologisch dadurch von einander, dass die blassen Muskeln schnell, die rothen viel langsamer zucken. Grützner will nachgewiesen haben, dass in allen Muskeln verschiedenartige Fasern enthalten sind, von denen die einen nach Art der blassen Muskeln eine kurze, die andern nach Art der rothen Muskeln eine längere Zuckungsdauer haben.

Von besonderem Einfluss auf den zeitlichen Verlauf der Zuckung ist erstens die Temperatur. Durch Abkühlung der Froschmuskeln auf Null Grad wird die Zuckungscurve beträchtlich verlängert (Helmholtz); die Zuckungscurve zeigt auf ihrem Gipfel ein horizontal verlaufendes Maximum (Bernstein). Alle Erregungsprocesse in Muskeln und Nerven werden durch Kälte verlangsamt; vielleicht erklärt sich hierdurch zum Theil die Trägheit von Bewegungen, z. B. an den Fingern, bei Einwirkung niederer Temperatur. Auf Eis abgekühlte Frösche machen sehr träge Bewegungen, was aber auch dem Einfluss der Kälte auf die Centralorgane des Nervensystems zuzuschreiben ist. Am schnellsten erfolgen die Zuckungen bei einer dem lebenden Körper angemessenen Temperatur.

Die Dauer der Zuckungscurve hängt zweitens von dem Grade der Ermüdung ab. Durch die Ermüdung wird die Zuckungscurve verlängert und zwar vornehmlich in dem Stadium der sinkenden Energie (Helmholtz, Wundt); dabei wird sie zugleich niedriger; bei weiterer Abnahme der Hubhöhe erscheint sie dann wieder kürzer. Bei schnellem Absterben dehnt sich der Muskel oft nicht wieder zu seiner früheren Länge aus und geht in den Zustand der Starreverkürzung (s. d. Cap. 3.) über.

Die verschiedenartige Belastung scheint keinen wesentlichen Einfluss auf die Dauer der Zuckung zu haben, abgesehen davon, dass hohe Zuckungscurven bei kleinen Belastungen scheinbar etwas länger sind als niedere Zuckungscurven bei grossen Belastungen. Die grösseren Gewichte dehnen den Muskel auch meistens etwas schneller und vollkommener als die kleineren.

Das Stadium der latenten Reizung beträgt an den Froschmuskeln nach den Messungen von Helmholtz etwa $^1/_{100}$ Secunde. Diese Messung hat Helmholtz ausser mit dem Myographion noch genauer mit Hilfe der Pouillet'schen Methode (s. 10. Cap. 1.) ausgeführt.

Es ist aber dieser Zeitraum, wie schon Helmholtz bemerkt, nicht als ein scharf begrenzter anzusehen, vielmehr muss man sich vorstellen, dass die Bewegung der kleinsten Theilchen der Muskelfaser zwar schon im Moment der Reizung beginnt, sich aber so langsam entwickelt, dass sie erst nach gewisser Zeit eine für unsere Hilfsmittel merkliche Verkürzung des Muskels zur Folge hat. Daraus erklärt es sich, dass die für dieses Stadium gefundenen Zeiten von den Methoden der Beobachtung abhängig sein werden. Je kleiner die Trägheit der zu bewegenden Massen ist, und je empfindlicher die angewendeten Mittel zur Wahrnehmung kleinster Bewegungen sind, um so kleiner erscheint das Stadium der latenten Reizung. Daher haben Place und Gad unter Anwendung sehr leichter und langer Hebel, Tigerstedt mit Hilfe eines empfindlichen elektromagnetischen Signals kleinere Werthe bis zu 0,004 Secunden für die Latenz erhalten. Ich habe schliesslich eine Methode angewendet, welche unter den bisherigen wohl die empfindlichste sein dürfte, indem ich mit dem Muskel ein leichtes drehbares Spiegelchen verband und die Excursionen eines von ihm reflectirten Lichtstrahls auf einen mit photographischem Papier versehenen Myographioncylinder aufzeichnen liess. Die stark vergrösserten Muskelcurven zeigten trotzdem ein deutliches Stadium der latenten Reizung. Die kleinsten Werthe derselben gingen nicht unter 0,004 Secunden herab. Je stärker die einwirkenden Reize sind, desto mehr nähern sich die Werthe diesem Minimum. Das Stadium der latenten Reizung muss daher wohl eine Bedeutung für das Zustandekommen der Contraktion haben. Es gehen, wie mir scheint, in diesem Stadium innere Processe vor sich, welche die Entwicklung der mechanischen Muskelleistung vorbereiten (s. d. Cap. 2.).

Es ist von Fick darauf hingewiesen worden, dass nicht unter allen Bedingungen die gezeichnete Zuckungscurve das getreue Bild des zeitlichen Verlaufs der Muskelzuckung giebt. Da die Zuckung sehr schnell erfolgt, so werden die Gewichte und Hebel vermöge ihrer Trägheit höher geschleudert, als der Hubhöhe im Zustande des Gleichgewichtes der Spannung und Belastung entspricht. Es addirt sich zur eigentlichen Hubhöhe eine sog. Wurfhöhe, welche das Bild der Curve verändert. Um diesen Uebelstand zu vermeiden, hat Fick einen leichten Hebel angewendet und die Gewichte an einer kleinen Rolle der Axe des Hebels angebracht, so dass die Geschwindigkeit des Gewichts und seine Schleuderung nur sehr klein ist. In diesem Falle bleibt dann die Spannung des Muskels auf der Höhe der Zuckung dem Gewichte proportional. Fick nennt die so erhaltene Zuckungscurve daher die isotonische. Dieselbe ist in ihrem Verlaufe sehr unabhängig von der Grösse der Belastung, indem sie immer in demselben Zeitpunkte ihr Maximum erreicht.

Es ist von Fick auch mit Hilfe des oben (S. 334) angegebenen Spannungsmessers die Spannungscurve der Zuckung bei constanter Länge des Muskels gezeichnet worden. Er nennt diese Curve die isometrische Zuckungscurve. Es ist einleuchtend, dass diese in ähnlicher Weise ablaufen muss, wie die isotonische, doch soll sie sich von dieser dadurch unterscheiden, dass sie etwas früher das Maximum erreicht.

Fortpflanzung der Contraktion. Contraktionswelle. — Die Contraktion pflanzt sich in der Muskelfaser von der gereizten Stelle aus nach beiden Richtungen hin fort. Die Geschwindigkeit, mit welcher

dies geschieht, kann nur an Muskeln curarisirter Thiere gemessen werden, weil bei der Erregung der intramuskulären Nerven die Contraktion sich zugleich über einen grösseren Abschnitt der Muskel ausbreitet. Aeby hat zuerst Versuche darüber angestellt, indem er zwei leichte Hebel in gewisser Entfernung von einander auf einen horizontal gelegten Muskel aufsetzte, den Muskel an einem Endpunkte reizte und die beiden Zuckungscurven mit dem Myographion aufschrieb. Der entferntere Hebel zeichnete seine Curve etwas später, als der der Reizstelle nähere. Man erhält auf diese Weise Verdickungscurven des Muskels. Diese Methode ergab zu kleine Werthe für die Geschwindigkeit der Contraktion, weil dieselbe mit der Fortpflanzung an Stärke abnimmt und die Curve der entfernteren Stelle zu niedrig gegen die der näheren ausfällt.

Bessere Werthe erhielt ich, indem ich den Muskel nur an einem Endpunkte die Verdickungscurve zeichnen liess und ihn einmal an diesem, das andere Mal an dem andern Endpunkte reizte. Damit die Höhe der beiden Curven gleich ausfiel, wurde an der zeichnenden Stelle schwächer gereizt als an der entfernten. Die beiden auf dem Myographion so gezeichneten Curven haben einen messbaren Abstand von einander, aus welchem sich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contraktion berechnen lässt. Diese Geschwindigkeit beträgt in den Froschmuskeln 3—4 m in der Secunde; in Säugethiermuskeln ist sie grösser und erreicht Werthe von 6 m in der Secunde.

Aus der Untersuchung der Verdickungscurve eines an einer Stelle gereizten Muskels ergiebt sich ferner, dass die Contraktion sich in der Faser in Form einer Welle fortpflanzt; diese ist die Contraktionswelle genannt worden. Fig. 77 stellt eine Contraktionswelle dar, wie

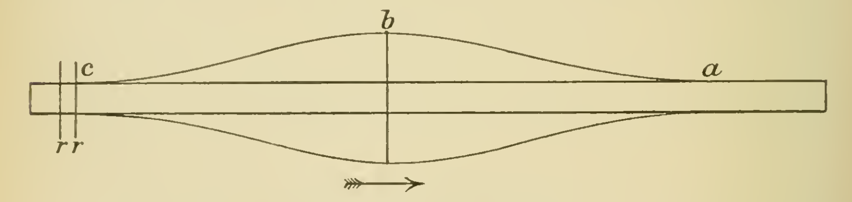


Fig. 77. Die Contraktionswelle.

sie in einem gegebenen Momente in einer sehr langen Muskelfaser sich gebildet haben würde, wenn letzere in dem Endpunkte rr durch einen Inductionsschlag gereizt worden wäre. Der gedachte Zeitmoment ist derjenige, in welchem sie eben in rr abgelaufen ist und ihr Anfang sich bis a fortgepflanzt hat. Sie hat also in dem Zeitraum vom Momente der Reizung bis zu dem angenommenen Zeitmoment sich um ihre eigene Länge fortgepflanzt. Dieser Zeitraum ist aber gleich der Dauer der Contraktionswelle. Ist nun ihre Geschwindigkeit $= g$, ihre Dauer t und ihre Länge $= l$, so haben wir die Beziehung $l = g \cdot t$.

Man findet, dass die Dauer der Contraktionswelle, d. h. die Dauer der Contraktion in einem Querschnittselement der Faser, viel kleiner ist als die Zuckungsdauer eines ganzen Muskels. Sie beträgt an Froschmuskeln nur 0,05—0,09 Secunden, etwa die Hälfte der Zuckungsdauer eines Muskels von mittlerer Länge.

Die Länge der Contraktionswelle schwankt bei Froschmuskeln zwischen den Werthen von 200—380 mm. Man ersieht hieraus, dass die Muskelfasern der Froschmuskeln viel zu kurz sind, um eine ganze Welle in einem Zeitpunkte zu beherbergen.

Es geht hieraus hervor, dass sich die Zuckung des Gesammtmuskels aus den sich fortpflanzenden Contraktionswellen zusammensetzt. Je länger die Fasern sind, um so mehr wird die Zuckung durch Fortpflanzung der Welle verlängert. Es geschieht dies auch, wie man voraussetzen darf, bei der Reizung vom Nerven aus, indem die Contraktionswellen von den Stellen der Nervenendorgane sich nach beiden Seiten in der Faser fortpflanzen.

Die kurzen Contraktionswellen absterbender Muskelfasern (bei Insecten, s. S. 324), ebenso die idiomuskuläre Contraktion sind als abnorme Wellen anzusehen.

Summation von Zuckungen. — Von Helmholtz ist untersucht worden, wie sich die Contraktion gestaltet, wenn zwei Reize so schnell auf einander folgen, dass die Zuckungen mehr oder weniger zusammenfallen. Zu diesem Zwecke wurden dem Muskel oder seinem Nerven zwei Schläge zugeleitet, deren Intervall verändert werden konnte, während der Muskel an dem Myographion seine Zuckungscurven zeichnete.

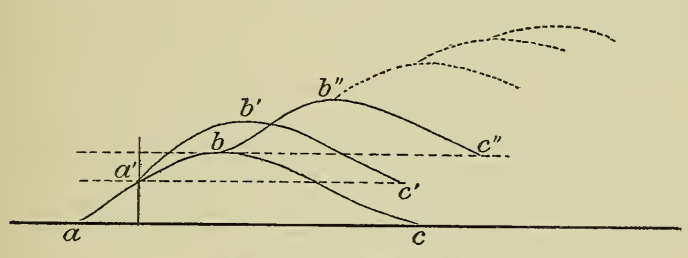


Fig. 78. Summationscurve.

Es ergiebt sich, dass unter diesen Bedingungen Summationen der Zuckungen stattfinden, indem sich die zweite Zuckung gewissermaassen auf die erste aufsetzt. Beginnt die zweite Zuckungscurve in dem Zeitraum der steigenden Energie der ersten Zuckung, so verläuft sie so, als ob sie vom erschlafften Zustande des Muskels ausginge. Die erste Zuckungscurve (Fig. 78) sei abc. In der Mitte des aufsteigenden Theils, etwa in a', möge die zweite Zuckung beginnen, so verläuft die summirte Zuckung in der Curve $aa'b'c'$. Die aufgesetzte zweite Zuckungscurve erhebt sich auf einer durch a' gelegten horizontalen Abscisse. Die summirte Zuckung ist höher und länger als die einfache.

Wenn die zweite Zuckung in dem Momente des Maximums der ersten Zuckung beginnt, so erreicht die Summation den grössten Werth. Fällt z. B. der Anfang der zweiten Zuckung in den Moment b, so verläuft die summirte Zuckung in der Curve $abb''c''$. Die Hubhöhe ist in diesem Falle etwa doppelt so hoch als bei der einfachen Reizung.

Eine solche Summation der Zuckungen geschieht nicht nur, wenn die Reize untermaximale sind, sondern auch wenn sie maximale sind. Es geht daraus hervor, dass der Muskel auch durch den stärksten einzelnen Reiz sich nicht bis zu seinem Maximum verkürzen kann, sondern erst durch eine Summation mehrerer Reize.

Wenn man nun das Intervall beider Reize sehr verkleinert, so verhalten sich maximale und untermaximale Reize verschieden. Die maximalen erzeugen in diesem Falle noch eine Summation der Zuckungen, wenn ihr Intervall grösser ist als $^1/_{600}$ Secunde, die untermaximalen Reize hingegen erzeugen in jedem Falle Summation, wenn ihre Zwischenzeit beliebig klein genommen wird. Man kann dieses Ergebniss dahin deuten, dass durch einen maximalen Reiz der Muskel in einen solchen Zustand versetzt wird, in welchem innerhalb $^1/_{600}$ Secunde ein zweiter Reiz noch keine Wirkung ausüben kann, resp. nicht neue Spannkräfte freizumachen vermag.

Tetanus. — Eine anhaltende Zusammenziehung des Muskels entsteht, wenn derselbe durch so schnell auf einander folgende Reize erregt wird, dass er in dem Zeitraum zwischen je zwei Reizen nicht merklich erschlafft. Diese Art der Contraktion nennt man Tetanus. Die natürliche Contraktion des Muskels ist auch als ein Tetanus anzusehen.

Die Zahl der Reize in einer Secunde, welche im Stande ist, einen gleichförmigen Tetanus zu erzeugen, ist bei den Muskeln verschiedener Thiere nicht gleich. Je kleiner die Zuckungsdauer der Muskeln ist, desto grösser muss die Frequenz der einwirkenden Reize sein, um einen constanten Tetanus hervorzubringen. Bei den Froschmuskeln genügen hierzu 12—20 Reize, bei den Muskeln der Säugethiere 20—30 Reize in der Secunde. Die rothen Muskeln der Kaninchen gerathen schon durch 4—10 Reize in der Secunde in gleichmässigen Tetanus (Kroneker), die trägen Muskeln der Schildkröten schon durch 2 Reize (Marey). Dagegen zeigen die ausserordentlich schnell zuckenden Flügelmuskeln von Insecten noch bei 300 Reizen kleine Oscillationen (Marey).

Mit Hilfe des Myographions kann man die Tetanuscurve des Muskels aufnehmen. Man sieht an dieser Curve, dass sie nicht gleich,

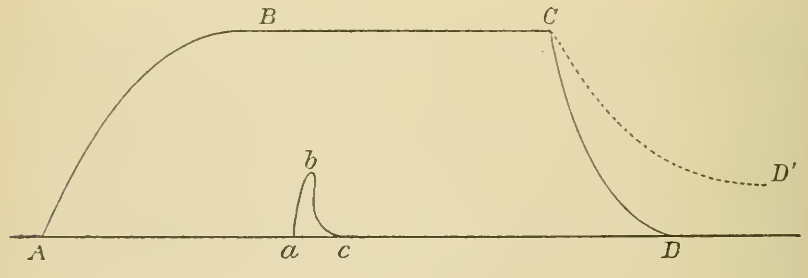


Fig. 79. Tetanuscurve.

sondern erst in einer geraumen Zeit ihre constante Höhe, erst schnell dann langsamer, erreicht. In Fig. 79 stellt *ABC* die von links nach rechts gezeichnete Tetanuscurve bei geringer Geschwindigkeit der rotirenrenden Trommel dar.

Im Tetanus findet eine beträchtliche Summation der Reize statt, so dass die Tetanushöhe 3—4mal grösser ist als die Zuckungshöhe. In Fig. 79 ist *abc* die durch einen einzelnen Reiz (Inductionsschlag) erzeugte Zuckung desselben Muskels.

Aus den Versuchen von Helmholtz über die Summation zweier

Zuckungen lässt sich folgern, dass der Tetanus ein gleichförmiger werden wird, wenn das Intervall zwischen je zwei Reizen etwa gleich der halben Zuckungsdauer ist. In diesem Falle trifft jeder neue Reiz den Muskel etwa auf der Höhe einer Zuckung, welche der vorhergehende Reiz hervorgebracht haben würde. Die punktirten Curven in Fig. 78 zeigen, wie sich die Zuckungscurven auf einander setzen, um eine tetanische Curve zu bilden. Der Zuwachs an Hubhöhe muss immer kleiner werden, je mehr sich der Muskel seinem Verkürzungsmaximum nähert. Da die halbe Zuckungsdauer der Säugethiermuskeln etwa $^1/_{20}$ Secunde beträgt, so sind etwa 20 Reize in der Secunde zu einem constanten Tetanus erforderlich, während beim Froschmuskel schon 10—20 Reize genügen. Man sieht ferner, dass wenn der Muskel ermüdet, schon eine geringere Zahl von Reizen einen constanten Tetanus giebt, weil durch die Ermüdung auch die Zuckungsdauer, besonders das Stadium der Erschlaffung, verlängert wird. Daher sieht man bei einem Tetanus von gerade hinreichender Reizfrequenz in dem Anfangstheil der Tetanuscurve häufig wellenförmige Schwankungen derselben in dem Rhythmus der Reize auftreten, welche im späteren Verlaufe verschwinden.

Nach länger dauerndem Tetanus beobachtet man ausserdem, dass der Muskel am Ende der Reizung sich sehr langsam ausdehnt. Es bleibt ein Contraktionsrückstand übrig; derselbe weicht dem normalen ruhenden Zustande des Muskels mehr oder weniger schnell, wie es die Curvenstücke *CD, CD'* in Fig. 79 angeben. Man hat den Verkürzungsrückstand als einen abnormen Zustand anzusehen, welcher die Folge der Ermüdung und Veränderung des Muskels ist.

Im Tetanus vermag der Muskel eine viel grössere Arbeit zu leisten als durch die einzelne Zuckung. Dies geschieht erstens durch Summation der Hubhöhen und zweitens auch durch Summation der Kraft. Der Muskel vermag im Tetanus grössere Gewichte zu heben als bei der Zuckung. Im Tetanus ist die Kraft des Muskels 2—3mal grösser als bei der Zuckung. Während eines anhaltenden gleichförmigen Tetanus leistet der Muskel hingegen keine mechanische Arbeit mehr, sondern erzeugt innere Arbeit, welche als Wärme auftritt.

Die grösste mechanische Arbeit kann daher der Muskel durch kurz dauernde Tetani hervorbringen, welche gerade ausreichen, um Gewichte auf die maximale Hubhöhe zu heben. Dies geschieht im lebenden Körper, wenn wir durch Heben von schweren Massen mechanische Arbeit leisten, ohne dass dieselben wieder herabsinken, wie z. B. beim Aufwinden von Lasten, beim Bergsteigen u. s. w. In diesem Falle geschieht eine Ansammlung mechanischer Arbeit. Fick hat einen Apparat, den Arbeitssammler (s. d. Cap. 4.), construirt, mit welchem durch Zuckungen oder Tetani durch Aufwinden eines Gewichtes Arbeit angesammelt werden kann.

Die Leistung des Muskels bei tetanischer Reizung ist von der Reizfrequenz abhängig. Wenn man die Zahl der Reize über eine gewisse Grenze steigert, bis über 300 Reize in der Secunde, so tritt beim Beginne der schwächsten Reizung eine einzelne Zuckung — die Anfangszuckung — auf (Bernstein). Erst bei weiterer Verstärkung der Reize schliesst sich an diese ein Tetanus an. Diese Erscheinung erklärt sich wohl am besten aus der Annahme, dass bei dem kurzen Reizintervall

der Muskel durch die ersten Reize in einen Zustand geringerer Erregbarkeit versetzt wird, in welchem er auf die nachfolgenden nicht mehr reagiren kann, solange dieselben minimal sind. Stärkere Reize geben bei jeder Frequenz einen gleichmässigen Tetanus. Eine obere Grenze für die Reizfrequenz ist bis jetzt nicht gefunden worden. Ich habe durch die schwingende Feder eines Unterbrechers (akustischer Stromunterbrecher) 2—3000 Inductionsströme in der Secunde, Kronecker hat durch longitudinal schwingende Magnetstäbe (Toninductorium) etwa 20000 Stromstösse erzeugen können; auch durch diese konnte Tetanus hervorgerufen werden.

Muskelgeräusch und Muskelton. — Während der Contraktion des Muskels nimmt man an demselben ein Geräusch oder einen Ton wahr. Das Muskelgeräusch oder der Muskelton ist von Wollaston genauer beschrieben worden. Bei der willkürlichen Contraktion entsteht im Muskel ein dumpfes Geräusch oder ein tiefer Ton, die man durch Auflegen des Ohres oder Aufsetzen eines Stethoskopes in ruhiger Umgebung, am besten des Nachts, deutlich hört. Dieser Ton, den man den natürlichen Muskelton nennt, ist aus etwa 16—20 Stössen oder Schwingungen in der Secunde zusammengesetzt. Wollaston verglich ihn mit dem Rollen eines Wagens, der über ein Steinpflaster schnell hinfährt. Helmholtz bestimmte die Zahl der Stösse durch mitschwingende Federn, welche er auf die Muskeln auflegte. Der tiefe Ton, welchen man hört, ist der erste Oberton des Muskeltones von 32—40 Schwingungen, welcher durch Mitschwingung des Trommelhöhlenapparates erzeugt wird.

Durch Versuche von Helmholtz ist gezeigt worden, dass in dem Muskel durch künstliche Reizung mit Inductionsströmen, sei es direct oder vom Nerven aus, Töne von beliebiger Höhe entstehen können. Die Schwingungszahl der Muskeltöne ist der Zahl der erregenden Reize gleich. Man kann durch Stimmgabeln oder schwingende Federn, welche den primären Kreis eines Inductionsapparates unterbrechen, Muskeltöne bis zur Höhe von etwa 1000 Schwingungen in der Secunde hervorbringen (Bernstein).

Der Muskelton liefert einen Beweis dafür, dass der Zustand des Muskels im Tetanus kein continuirlicher oder stationärer, sondern ein discontinuirlicher ist. Der innere Vorgang im Muskel beim Tetanus besteht in einer Schwingung kleinster Theilchen, welche in derselben Periode erfolgt, in welcher die Reize einwirken. Wir dürfen daher aus der Wahrnehmung des natürlichen Muskeltones auch den interessanten und wichtigen Schluss ziehen, dass die Reizung der Muskeln von Seiten des Nervensystems bei der willkürlichen Bewegung keine continuirliche, sondern eine discontinuirliche ist. Die motorischen Centren erzeugen etwa 16—20 Impulse in der Secunde, welche durch die motorischen Nerven den Muskeln zugeleitet werden. Diese Periode der Reizung scheint den Centren eigenthümlich zu sein, denn derselbe tiefe Ton entsteht auch in den Muskeln, wenn das Rückenmark elektrisch gereizt wird (du Bois-Reymond), ebenso auch bei Krämpfen, welche von den Centren ausgehen.

Die bedeutende Höhe, welche die Muskeltöne erreichen können, sind ferner ein Zeugniss dafür, dass die kleinsten in Schwingung gerathenden Theilchen der Muskelfaser eine ausserordentlich grosse

Beweglichkeit besitzen. Man darf sich aber nicht vorstellen, dass die Ursache der Schwingungen in der Faser eine reine physikalische sei, wie bei der Schwingung elastischer Körper, z. B. gespannter Saiten; denn die Höhe des Muskeltons ist gänzlich unabhängig von der Länge oder Spannung der Fasern. Die Schwingungen entstehen vielmehr im Muskel durch einen periodisch sich wiederholenden Molekularprocess, welcher aus chemischen und physikalischen Vorgängen zusammengesetzt ist. Aus der Kenntniss der elektrischen Vorgänge (s. d. Cap. 2.) gelangt man ebenfalls zu dem Resultat, dass im Tetanus ein periodischer Process in den Molekülen des Muskels stattfindet. Die Erscheinung des Muskeltones hat daher zu der Ansicht geführt, dass die Auslösung der Spannkräfte im Muskel gleichsam explosionsartig erfolgt. Man hat den chemischen Process, welcher die Contraktion begleitet, mit einer Explosion verglichen, welche in einer explosiven Masse durch Stoss, Druck, Wärme oder Elektricität hervorgerufen werden kann. Ein bekanntes Beispiel dafür, dass durch schnelle periodische Explosionen Töne entstehen können, giebt die „chemische Harmonika".

Auch jede einzelne Zuckung des Muskels ist mit einem kurzen Schall verbunden, welcher mit einem leisen Knall verglichen werden kann. Der Zuckungsschall ist aber nicht die Folge der Formveränderung, denn er wird auch wahrgenommen, wenn man den Muskel durch Einschliessen in Gypsmasse an der Gestaltsveränderung gänzlich verhindert (Bernstein, Hesselbach).

Es ist die Meinung ausgesprochen worden, dass der erste Herzton (s. S. 59) ein Muskelton sei (Ludwig und Dogiel). Die Contraktionen des Herzens sind, wie aus anderweitigen Erscheinungen (s. d. Cap. 5.) hervorgeht, nicht als Tetanus, sondern als Zuckung aufzufassen; aber auch wenn letzteres der Fall ist, kann die Entstehung eines Schalles damit verbunden sein.

2. Die elektrischen Vorgänge im Muskel.

Als Galvani im Jahre 1786 die Zuckungen entdeckte, welche beim Anlegen eines Bogens zweier Metalle an Nerven und Muskeln auftreten, glaubte er, dass ihre Ursache in einer thierischen Elektricität liege. Selbst nachdem Volta dies widerlegt und nachgewiesen hatte, dass die thierischen Organe hierbei nur die Rolle eines feuchten Leiters spielen, hielt Galvani an seiner Ansicht fest, weil auch oft beim Anlegen eines Bogens aus einem Metall Zuckungen auftraten. Doch auch diese Zuckungen sind nach Volta auf die Ungleichartigkeit der Metalloberflächen zurückzuführen. Schliesslich fand jedoch Galvani einen Versuch, „die Zuckung ohne Metalle", welcher in der That ein Beweis für das Entstehen elektrischer Ströme in den thierischen Organen war. Lässt man nämlich den N. ischiad. auf die Rückseite des M. gastrocnemius eines Frosches so auffallen, dass er Muskeloberfläche und Sehne in grösserer Ausdehnung berührt, so entsteht unter günstigen Bedingungen oft eine Zuckung. Die späteren Untersuchungen haben erst ergeben, dass die Ursache derselben der Muskelstrom ist (s. S. 350).

Die Muskelströme. — Nach der Erfindung des Multiplicators und des astatischen Nadelpaares haben Nobili und Matteucci an

den Gliedmaassen und Muskeln der Frösche elektrische Ströme nachgewiesen. Aber erst durch die ausgezeichneten und für alle Zeit classischen Untersuchungen von E. du Bois-Reymond über thierische Elektricität sind die Gesetze der in Muskeln und Nerven auftretenden elektrischen Erscheinungen aufgedeckt worden.

Zur Ableitung der Ströme dienen die unpolarisirbaren Elektroden. Dieselben bestehen, wie Fig. 80 zeigt, aus einer Glasröhre, die unten mit einer Thonspitze verschlossen ist, welche mit 0,6%iger ClNa-Lösung getränkt ist. In der Glasröhre befindet sich concentrirte Zinksulphatlösung und in dieser ein Zinkstreifen, welcher mit dem Multiplicator oder Galvanometer durch einen Draht verbunden wird. Geht ein Strom durch diese Elektroden hindurch, so kann an der Grenze von Zink und Zinksulphat keine Polarisation entstehen. Der Thon dient dazu, um die Organe vor der Einwirkung der Zinklösung zu schützen. Wenn

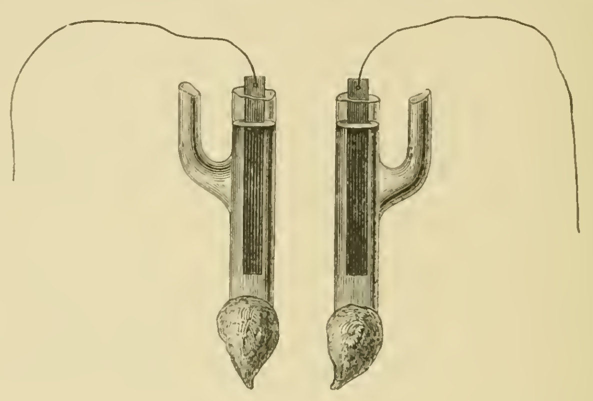


Fig. 80. Unpolarisirbare Elektroden von du Bois-Reymond.

man nun die Thonspitzen zweier Elektroden auf die Organe aufsetzt und mit dem Multiplicator verbindet, so nimmt man die aus ihnen abgeleiteten Ströme ungeschwächt wahr.

Das Aufsetzen metallischer Elektroden auf die Organe führt hingegen zu Irrthümern, da zwischen Metall und thierischen Organen elektromotorische Kräfte entstehen und Polarisation stattfindet. Die ältere Methode der Stromableitung durch Platinplatten in concentrirter Kochsalzlösung, mit welcher man durch zwischengeschobene mit Eiweiss getränkte Häute die Organe ableitete, gab auch zur Polarisation an den Platinplatten Veranlassung, wodurch die Ströme sehr geschwächt wurden.

Um das Gesetz des Muskelstromes zu erkennen, muss man ein regelmässig gestaltetes Stück eines Muskels zur Untersuchung verwenden. Dasselbe besteht (Fig. 81) aus parallel verlaufenden Fasern und ist von zwei zur Längsaxe senkrechten Querschnitten begrenzt. Wir unterscheiden an demselben die natürliche Oberfläche oder den natürlichen Längsschnitt L und die beiden mit dem Messer angelegten künstlichen Querschnitte Q. Spalten wir den Muskel in der Längsrichtung der Fasern, so stellen wir einen künstlichen Längsschnitt her. An dem unverletzten Muskel enden die Fasern gewöhnlich in Sehnen. Diese sehnigen Enden der Muskelfasern stellen

den natürlichen Querschnitt dar im Gegensatz zu dem künstlichen Querschnitt.

Das von du Bois-Reymond gefundene Gesetz des Muskelstromes lässt sich nun folgendermaassen darstellen:

1. Alle Punkte des natürlichen und ebenso des künstlichen Längsschnitts verhalten sich positiv gegenüber allen Punkten des künstlichen Querschnitts.

Legen wir daher an einen Muskel (Fig. 81) einen ableitenden Bogen an, welcher zum Multiplicator führt, so beobachten wir einen Strom, wenn wir mit der einen Elektrode einen Punkt des Längsschnitts *L*, mit der anderen einen Punkt des künstlichen Querschnitts *Q* berühren. Der Bogen *1* giebt demnach einen Strom im Sinne des Pfeiles durch den Multiplicator. Der Längsschnittspunkt ist der positive, der Querschnittspunkt der negative Pol des Muskels. Da jeder Stromkreis eine geschlossene Bahn haben muss, so geht demnach der

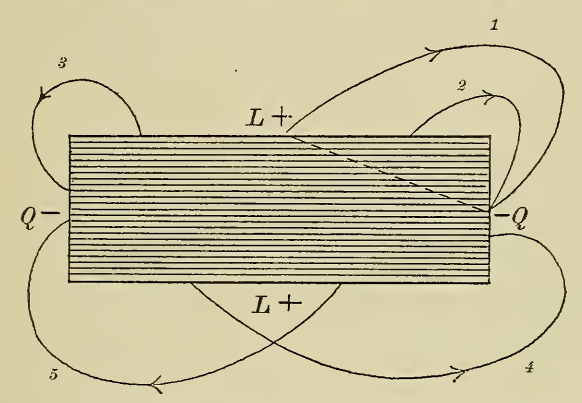


Fig. 81. Muskelströme zwischen Längsschnitt und Querschnitt.

vom Muskel abgeleitete Strom auch durch den Muskel selbst vom Querschnitt zum Längsschnitt. Ebenso beobachten wir demnach einen Strom in demselben Sinne, wenn wir die Bögen *2*, *3*, *4*, *5* u. s. w. anlegen würden.

Vom Längsschnitt und Querschnitt erhalten wir die stärksten Muskelströme. Diese Anordnung bezeichnet man daher als eine stark wirksame.

2. Man erhält schwächere Ströme von zwei Punkten des Längsschnitts, wenn diese unsymmetrisch zur mittleren Querebene des Muskels liegen. Diese durch die Mitte des Muskels zur Längsaxe senkrecht gezogene Ebene nennt man daher den elektromotorischen Aequator des Muskels. Zwei Punkte, welche symmetrisch zum Aequator liegen, geben keinen Strom. Jeder Punkt des Längsschnitts, welcher dem Aequator näher liegt, ist positiv gegen jeden entfernteren Punkt. In Fig. 82 stellt *AA* den Aequator vor. In den Bögen *1* und *2* kreisen daher Ströme in der Richtung des Pfeiles, in dem symmetrisch angelegten Bogen *o* ist dagegen kein Strom vorhanden. Die letztere Anordnung ist eine unwirksame.

3. Auch von zwei Punkten des künstlichen Querschnitts erhält man schwächere Ströme, und zwar ist jeder dem Mittelpunkte desselben nähere Punkt negativ gegen jeden entfernteren, während zwei

gleich weit vom Mittelpunkt gelegene Punkte gegen einander stromlos sind, wie dies aus Fig. 82 ersichtlich ist (Bogen *3* und *0*).

Nach diesen Beobachtungen lässt sich das Gesetz des Muskelstromes in folgender Form durch ein Diagramm darstellen:

Wenn man (Fig. 83) den Muskel mit einem Bogen *a b* ableitet,

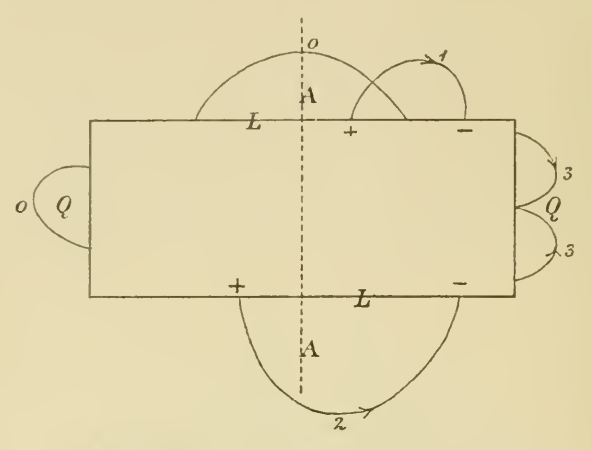


Fig. 82. Muskelströme des Längsschnittes und des Querschnittes.

dessen Fusspunkte einander möglichst nahe liegen, so beobachtet man den stärksten Strom, wenn der eine den Längsschnitt, der andere den Querschnitt berührt. Man errichte nun in der Mitte zwischen den

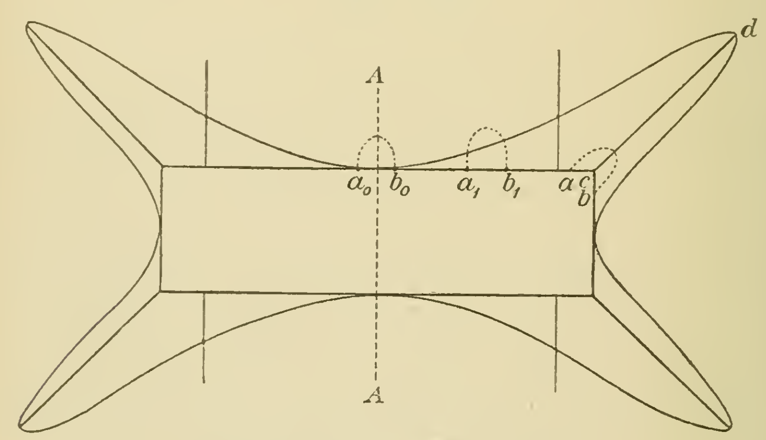


Fig. 83. Diagramm des Muskelstromes.

Punkten *a* und *b* eine auf ihre Verbindungslinie senkrechte Linie *c d*, welche als Ordinate die beobachtete Stromstärke angiebt. Wandert man nun mit dem ableitenden Bogen nach dem Längsschnitte zu, während die Entfernung der Punkte von einander gleich bleibt, so nimmt der Strom beständig ab, Anfangs langsam, solange die Punkte noch Längs- und Querschnitt berühren, dann schneller, wenn beide Punkte auf dem Längsschnitte stehen. Die zwischen den Punkten er-

richteten Ordinaten, welche die jedesmalige Stromstärke angeben, bilden demnach mit ihren oberen Endpunkten eine Curve, welche das Gesetz des Muskelstromes erkennen lässt. Ist der Bogen in $a_1 b_1$ angelangt, so ist die entsprechende Ordinate der Stromstärke beträchtlich kleiner geworden, in $a_0 b_0$ ist sie Null.

Man kann das Resultat dieser Betrachtung auch in folgender Weise ausdrücken: Die positive Spannung ist am grössten am Aequator und nimmt nach dem Querschnitt zu erst langsamer, dann schneller ab; die negative Spannung ist am grössten im Mittelpunkte des Querschnitts und nimmt in ähnlicher Weise nach dem Rande desselben hin ab.

So klein auch die Muskelstückchen sind, welche man aus einem frischen noch erregbaren Muskel herstellt, so zeigen sie doch die beschriebenen Ströme. Man muss daraus schliessen, dass auch jedes kleinste Element einer Muskelfaser, wenn man es im lebenden Zustande ableiten könnte, einen Strom vom Längsschnitt und Querschnitt ergeben würde.

Da die Fasern der Muskeln sehr häufig in einer zur Längsrichtung schrägen Ebene endigen, so ist es auch von Interesse, den Einfluss eines schrägen Querschnitts auf die elektromotorischen Erscheinungen am Muskel zu kennen. Begrenzt man ein cylindrisches Muskelstück

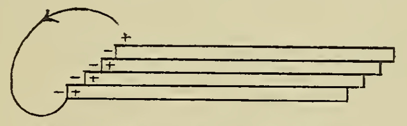


Fig. 84. Neigungsstrom des Muskels.

mit zwei schrägen Querschnitten, so verhalten sich Punkte der stumpfen Ecke desselben am Querschnitt positiv, Punkte der spitzen Ecke negativ. Diesen von beiden Ecken abgeleiteten Strom nennt man den Neigungsstrom. Derselbe erklärt sich, wie Fig. 84 zeigt, am einfachsten daraus, dass alle Muskelfaserenden ihre Querschnitte der spitzen Ecke und ihre Längsschnittsenden der stumpfen Ecke zuwenden. Der Aequator erscheint auf beiden Seiten des Längsschnittes nach der stumpfen Ecke hin verzogen.

An dem unverletzten Muskel, welcher dem eben getödteten Thiere entnommen ist, beobachtet man in den meisten Fällen ebenfalls einen Strom, wenn man ihn von dem Längsschnitt und dem Sehnenende der Fasern ableitet, und zwar zeigt der Längsschnitt positive, das Sehnenende negative Spannung. Du Bois-Reymond betrachtet daher das Sehnenende der Fasern als den natürlichen Querschnitt derselben und nimmt an, dass dieses dem Längsschnitt gegenüber negative Spannung besitze. In allen Fällen jedoch ist der vom natürlichen Querschnitt erhaltene Strom mehr oder weniger schwächer als der vom künstlichen Querschnitt, in manchen Fällen sogar erscheint der unversehrte Muskel stromlos. Wenn man nun die Sehnenschicht entfernt oder dieselbe durch ätzende Substanzen abtödtet, so stellt man dadurch einen künstlichen Querschnitt her und beobachtet das Auftreten eines starken Stromes oder das Anwachsen eines schon vorhanden gewesenen schwachen Stromes. Du Bois-Reymond nennt dieses Verhalten des unversehrten Muskels die Parelektronomie desselben und nimmt an, dass an dem Sehnenende der Fasern eine Schicht existirt,

welche in entgegengesetztem Sinne wirkt wie der Strom des Muskels, so dass letzterer geschwächt oder auch ganz aufgehoben werden kann (vergl. S. 360 u. ff.).

Der Strom des unversehrten Muskels ist um so schwächer, je schneller der Muskel dem Körper entnommen wird und je weniger er verändernden Einflüssen von Aussen her ausgesetzt ist. Ganz stromlos sind die Muskeln von Fröschen, welche man längere Zeit auf Null Grad abgekühlt hat. Beim Steigen der Temperatur wächst in dem Muskel allmählig der Strom an. Legt man einen künstlichen Querschnitt an, so ist der Strom auch in dem abgekühlten Muskel sofort vorhanden.

Der Muskelstrom tritt in derselben Gesetzmässigkeit auch an Muskeln der warmblütigen Thiere auf. Auch an denen des Menschen ist er gelegentlich beobachtet worden. Beim Absterben des Muskels wird der Strom desselben immer schwächer und verschwindet vollständig, wenn derselbe gänzlich abgestorben ist. Durch alle Einwirkungen, welche den Muskel tödten, chemische Reagentien, Erwärmen auf 45°—50° C. u. a. wird die elektromotorische Kraft desselben vernichtet. Nach dem Erwärmen auf 100° findet man einen schwachen Strom in entgegengesetzter Richtung vor. Die elektromotorische Wirksamkeit des Muskels ist daher als eine wesentliche Lebenseigenschaft desselben zu betrachten. Sie erlischt scheinbar etwas später als die Contraktilität, wahrscheinlich weil die geringsten Spuren der letzteren schwerer wahrzunehmen sind.

Man kann die elektromotorische Kraft des Längs-Querschnittsstromes messen, indem man in den Kreis desselben einen gleich starken entgegengesetzten Zweigstrom eines Daniell'schen Elementes einführt, was mit Hilfe des Rheochords (s. S. 317) geschieht. Es ergiebt sich, dass der Muskelstrom in maximo eine Kraft von 0,08 Daniell besitzt. Du Bois-Reymond hat aber bewiesen, dass die wirkliche Kraft des Muskelstromes eine sehr viel grössere sein müsse. Es ist nämlich der nach Aussen vom Muskel abgeleitete Strom nur als ein schwacher Zweigstrom eines viel stärkeren inneren Stromes im Muskel zu betrachten. Denkt man sich eine einzelne Muskelfaser, umgeben von feuchtem Gewebe und einer Schicht Parenchymflüssigkeit, so wird der grösste Theil des Muskelstromes von Längsschnittspunkten zum Querschnitt durch diesen feuchten Leiter, der wegen der Kürze des Weges nur geringen Widerstand bietet, hindurchfliessen. Dieses sind die inneren Ströme des Muskels, welche eine viel grössere Intensität haben müssen, als der nach Aussen von ihnen abgeleitete Muskelstrom. Wie gross die elektromotorische Kraft des inneren Muskelstromes ist, wissen wir daher nicht.

Man kann das Vorhandensein eines Muskelstromes auch durch ein Nerv-Muskelpräparat erkennen. Al. v. Humboldt zeigte, dass beim Berühren des Nerven mit Oberfläche und Querschnitt eines Muskels Zuckungen in dem vom Nerven versorgten Muskel auftreten. Diese Zuckungen erklären sich durch Reizung des Nerven, welche der durchfliessende Muskelstrom verursacht. Auch die oben erwähnte Galvani'sche Zuckung ohne Metalle wird dadurch hervorgebracht, dass der Muskel den auf ihn auffallenden Nerven durch seinen Strom reizt. Man muss daher den Nerven so auf die Rückseite des Gastrocnemius auffallen lassen, dass er in grösserer Ausdehnung Längsschnitt und Sehnenaus-

breitung berührt. Zum Gelingen des Versuches aber ist es erforderlich, dass der Nerv sehr empfindlich und der Strom des Muskels entwickelt d. h. dass der Muskel nicht zu stark parelektronomisch ist.

Die negative Schwankung des Muskelstromes. — Von besonderem Interesse ist es nun ferner, zu erfahren, wie der Strom des Muskels sich bei der Contraktion desselben verhält. Auch diese wichtige Frage ist durch die Untersuchungen von du Bois-Reymond beantwortet worden.

Wenn man den Strom eines Muskels (Fig. 85) ableitet und abwartet, bis die Nadel des Multiplicators eine constante Ablenkung angenommen hat, so sieht man, sobald der Muskel in Contraktion versetzt wird, dass die Nadel nach dem Nullpunkte des Multiplicators zurückschwingt. Solange der Tetanus dauert, bleibt der Strom des Muskels vermindert, und wächst erst wieder, wenn der Muskel in den Zustand der Ruhe zurückkehrt. Dieser Vorgang ist von du Bois-Reymond die „negative Schwankung“ des Muskelstromes genannt

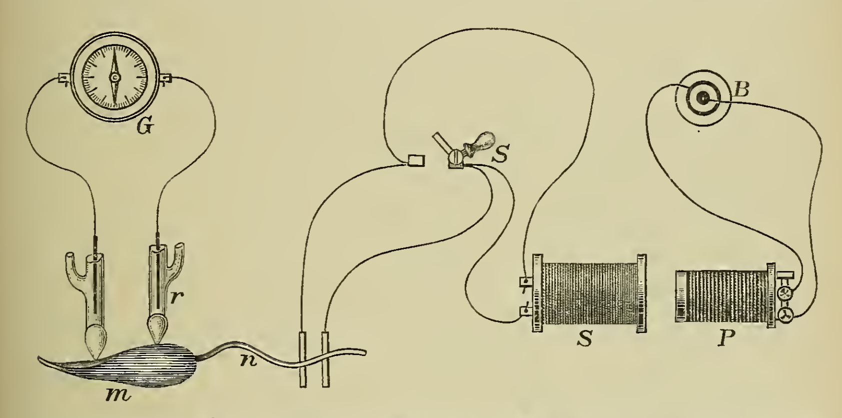


Fig. 85. Negative Schwankung des Muskelstromes:
m M. gastrocnemius von Sehne und Längsschnitt abgeleitet, *n* Nerv, *rr* unpolarisirbare Elektroden, *G* Galvanometer, *S* Schlüssel, *B* Batterie, *P* primäre, *S* secundäre Spirale.

worden. Es ist gleichgültig, ob in diesem Versuche der Muskel direct oder von seinem Nerven aus gereizt wird, ob die Reizung eine elektrische, chemische oder mechanische ist. Die negative Schwankung tritt nicht nur bei der Ableitung vom Längsschnitt und künstlichen Querschnitt auf, sondern auch bei der Ableitung des unversehrten Muskels vom Längsschnitt und natürlichem Querschnitt. Die Stärke der negativen Schwankung hält gleichen Schritt mit der Stärke der Zusammenziehung des Muskels, so dass sie mit der wachsenden Ermüdung desselben geringer ausfällt. Es ist daher dieser elektrische Vorgang als ein wichtiges Merkmal der mit der Thätigkeit zusammenhängenden inneren Processe im Muskel zu betrachten.

Man könnte daran denken, dass die negative Schwankung durch die Formveränderung des Muskels bei der Contraktion bedingt sei. Dies ist aber keineswegs der Fall, da der an seinen Endpunkten völlig fixirte Muskel denselben Vorgang zeigt. Es lässt sich auch beweisen, dass die negative Schwankung nicht die Folge einer Vergrösserung des elektrischen Widerstandes im Muskel bei der Contraktion sein kann;

denn wenn man den Muskelstrom durch einen entgegengesetzten Strom compensirt, der ebenfalls durch den Muskel fliesst, so erscheint die negative Schwankung beim Tetanus in gleicher Stärke. Der compensirende Strom aber müsste bei einer Vergrösserung des Widerstandes um ebenso viel geschwächt werden als der Muskelstrom, so dass die Nadel auf Null bleiben müsste. Daraus kann man schliessen, dass die negative Schwankung in einer Verminderung der elektromotorischen Kraft des Muskelstromes besteht.

Nach länger dauernder Reizung des Muskels sieht man als Nachwirkung der negativen Schwankung eine bleibende Verminderung des Muskelstromes zurückbleiben. Diese führt mit der wachsenden Ermüdung und dem Absterben schliesslich zum Verschwinden des Stromes.

Secundärer Tetanus. — Von du Bois-Reymond ist ferner ermittelt worden, dass die negative Schwankung nicht in einer continuirlichen Abnahme des Muskelstromes besteht, sondern in einem schnellen Auf- und Absteigen desselben. Diese Schwankungen des Stromes folgen einander so schnell, dass die träge Nadel des Multiplicators ihnen nicht folgen kann und daher eine mittlere Lage zwischen dem Nullpunkt und der Ablenkung durch den Strom des ruhenden Muskels einnimmt. Es giebt aber ein anderes für Stromschwankungen sehr empfindliches Rheoskop, nämlich das Nerv-Muskelpräparat, welches die Schwankungen des Muskelstromes deutlich anzeigt. Man bedient sich hierzu am besten zweier „stromprüfender Froschschenkel", bestehend aus dem Unterschenkel in Verbindung mit dem Nerv. ischiadicus. Der Nerv des ersten Präparates wird gereizt, um die Muskeln in Tetanus zu versetzen. Der Nerv des zweiten Präparates wird so auf den Gastrocnemius des ersten gelegt, dass er Längsschnitt und Sehne desselben berührt, damit der Muskelstrom durch ihn hindurchfliesse. Sobald nun das erste Präparat in Tetanus verfällt, so geräth auch das zweite in Tetanus, weil die Schwankungen des Muskelstromes den aufliegenden Nerven dauernd reizen. Diese Erscheinung nennt man den „secundären Tetanus". Auch bei einer einzelnen Zuckung des ersten Präparates sieht man eine „secundäre Zuckung" des zweiten Präparates auftreten, hervorgerufen durch eine einzelne sehr flüchtige Schwankung des Muskelstromes.

Der secundäre Tetanus ist ebenso wie der Muskelton ein Beweis dafür, dass der Zustand des Muskels im Tetanus ein discontinuirlicher ist. Beim Tetanisiren des Muskels durch schnell auf einander folgende Reize entstehen schnelle Schwankungen des Muskelstromes, und zwar in derselben Periode, in welcher die Reize einwirken.

Die Reizwelle des Muskels. — Helmholtz hatte durch messende Versuche am Myographion gezeigt, dass die secundäre Zuckung der primären Reizung sehr schnell folgt, woraus man schliessen konnte, dass die negative Schwankung schon in dem Stadium der latenten Reizung beginnen müsse. Um aber die Beziehung der negativen Schwankung sowohl zu dem Strom des ruhenden Muskels als auch zum Contraktionsvorgang vollständig zu ermitteln, war eine besondere Untersuchungsmethode erforderlich. Diese Methode ist durch die Anwendung des Differentialrheotoms gegeben worden (Bernstein).

Das Princip dieser Methode besteht darin, die Zeit von dem Momente der Reizung des Muskels an einem Punkte bis zum Beginn der negativen Schwankung an einer beliebigen Stelle zu messen, ferner die Dauer einer jeden einzelnen Schwankung zu ermitteln und auf diese Weise die Geschwindigkeit zu finden, mit der sie sich in der Muskelfaser fortpflanzt. Diese Untersuchung hat zu folgenden Resultaten geführt:

1. Die negative Schwankung pflanzt sich in der Muskelfaser mit derselben Geschwindigkeit fort wie die Contraktionswelle (s. S. 340), im Froschmuskel, etwa 3—4 m in der Secunde.

2. Die negative Schwankung eines jeden Elementes der Muskelfaser dauert etwa $^1/_{250}$—$^1/_{300}$ Secunde und fällt in das Stadium der latenten Reizung. Dieselbe eilt daher bei ihrer Fortpflanzung der Contraktionswelle voraus.

Diese Resultate lassen sich in folgender Weise darstellen: Es sei (Fig. 86 A) rlq ein langer parallelfaseriger Muskel oder auch eine einzelne lange Muskelfaser, welche an dem einen Endpunkte in r gereizt werden kann und an dem andern Ende von dem Längsschnittspunkt l und dem künstlichen Querschnitt q zum Multiplicator M abgeleitet wird. (Das in den Kreis eingeschaltete Rheotom R bleibt vorläufig noch unberücksichtigt.) Man denke sich, dass die Muskelfaser in r in einem gegebenen Momente durch einen einzelnen Inductionsschlag gereizt werde, so vergeht eine kleine Zeit, bis die negative Schwankung in dem abgeleiteten Punkt l eben beginnt. Während sie sich nun über den Punkt l weiter fortpflanzt, steigt sie schnell zu einem Maximum an und verschwindet wieder fast vollständig, bevor die Contraktionswelle den Punkt l erreicht hat. In der Figur ist diejenige Strecke der Faser, deren Elemente sich in dem Processe der negativen Schwankung befinden, schraffirt dargestellt; sie zeigt daher den Moment an, in welchem die negative Schwankung den Punkt l eben erreicht hat. Man erkennt daraus ferner, dass die negative Schwankung sich wellenartig über alle Elemente der Faser fortpflanzt, wie dies durch die Schraffirung ss in der Zeichnung angedeutet ist. Dieser wellenartige Process heisst die Reizwelle der Muskelfaser; sie besitzt eine Länge von etwa 10 mm.

In der Figur ist auch die der Reizwelle nachfolgende Contraktionswelle cc dargestellt, welche gleichsam hinter der ersteren herläuft. In einem jeden Element der Faser ist daher in dem Stadium der latenten Reizung die negative Schwankung fast vollständig abgelaufen, bevor eine merkliche Contraktion daselbst anhebt. Man darf daraus wohl den Schluss ziehen, dass der Process der negativen Schwankung ein molekularer Vorgang ist, welcher das Zustandekommen der Contraktion vorbereitet. In den in Contraktion befindlichen Elementen der Faser ist der Strom, abgesehen von einer zurückbleibenden Nachwirkung, wieder zur Höhe des Ruhestromes angestiegen.

Diese Resultate sind nun mit Hilfe des Differentialrheotoms auf folgende Weise gewonnen worden:

In Fig. 86 A ist das Rheotom R von oben gesehen schematisch abgebildet. Es besteht aus einem Rade, welches sich um eine senkrechte Axe a dreht. Auf der Peripherie des Rades sind die beiden

schräg nach unten gerichteten Metallspitzen $p^1 p^2$ angebracht, welche bei der Rotation des Rades kurze Zeit in die Quecksilbergefässe QQ eintauchen und dadurch periodisch den Muskelstrom von den Punkten lq des Muskels dem Multiplicator M zuleiten. Geschieht die Rotation 5—10mal in der Secunde, so nimmt die Nadel eine constante Ablenkung an. Auf der entgegengesetzten Seite der Peripherie des Rades befindet sich die schräg nach unten gerichtete Metallspitze p, welche bei der Rotation gegen den Metalldraht d streift und dadurch den Kreis der primären Spirale Pr momentan schliesst. Die hierdurch entstehenden

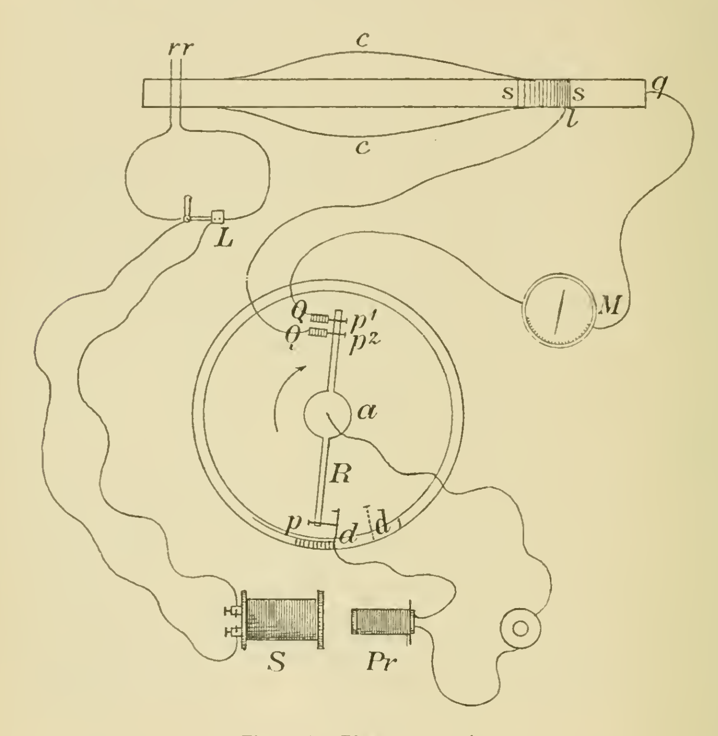


Fig. 86A. Rheotomversuch.

Inductionsstösse der secundären Spirale S werden dem Muskel in r zugeleitet, wenn man den Schlüssel L öffnet.

Der Draht d befindet sich auf einem Schieber, welcher um die ganze Peripherie der Grundscheibe des Apparates geschoben werden kann. Dadurch lässt sich ein beliebiges Zeitintervall zwischen dem Momente des Reizes und dem Momente der Schliessung des Muskelstromes in QQ auswählen. Wenn man nun den Contakt in d so einstellt, wie es die Figur zeigt, so dass die Spitzen $p^1 p^2$ bei der Rotation in der Richtung des Pfeiles in dem Momente das Quecksilber verlassen, so ist die negative Schwankung bereits abgelaufen, bevor der Muskelstrom nach einer ganzen Umdrehung des Rades wieder geschlossen wird. Stellt man aber den Contakt d in die Stellung d_1, so dreht sich das Rad nur um den kleinen Winkel $d_1 a d$, bis die Oeffnung des Muskel-

kreises erfolgt, und wenn nun in dieser Zeit die Reizwelle bis zur Stelle l vorgeschritten ist, so wird am Multiplicator der Beginn der negativen Schwankung sichtbar werden. Schiebt man den Contakt noch weiter über d_1 hinaus, so wird man den Zeitmoment für das Maximum der negativen Schwankung und ebenso für das Ende derselben herausfinden. Die Fig. 86 B zeigt die Construktion des Rheotoms in der Ansicht von oben.

Da bei jeder Rotation der Vorgang in derselben Weise abläuft, so summiren sich die Ablenkungen der einzelnen Schwankungen zu einer messbaren Grösse. Ein einzelner Reiz dagegen würde nicht ausreichen, um eine zur genauen Messung genügende Ablenkung zu geben.

In Fig. 87 ist der zeitliche Verlauf der negativen Schwankung graphisch dargestellt, wie wir ihn mit Hilfe des Rheotoms beobachten.

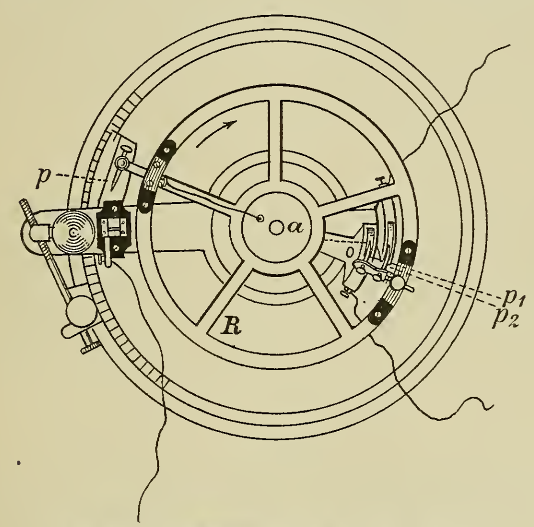


Fig. 86B. Differentialrheotom von Bernstein.

Die horizontale Linie *oo* bezeichnet die Zeit, welche als Abscisse betrachtet wird. Die Stärke des Muskelstromes sei als Ordinate auf derselben errichtet. Im Ruhezustande des Muskels sei dieselbe gleich h. In den Zeitmomenten o finde bei zwei auf einander folgenden Umdrehungen des Rheotomrades die Reizung des Muskels in r (Fig. 86 A) statt, so beobachtet man, dass nicht in demselben Moment die negative Schwankung beginnt, sondern erst nach einem kleinen Zeitraum, in welchem sie sich bis zum Punkte l (Fig. 86 A) fortgepflanzt hat. Dann sinkt der Muskelstrom schnell ab und steigt etwas langsamer wieder an. Die Curve *mne* giebt demnach die Gestalt der negativen Schwankung des Muskelstromes an. Wenn man nun das Intervall zwischen Reizung und Schliessungszeit des Muskelkreises so einstellt, dass es im Mittel gleich *on* ist, so wird man das Maximum der negativen Schwankung beobachten. Die schraffirte Fläche t bedeutet in diesem Falle die Grösse der Schwankung für eine gewisse Schliessungszeit *ss*. Bei jedesmaliger Umdrehung des Rades summiren sich die Ablenkungen

der einzelnen Schwankungen des Stromes. Fällt dagegen die Schliessungszeit *ss* vor oder hinter die Curve *mne*, so wird keine Schwankung der Nadel sichtbar sein.

Eine Frage, welche man durch die Anwendung des Rheotoms entscheiden kann, ist die, ob die negative Schwankung in maximo den Muskelstrom aufheben oder gar umkehren kann; mit andern Worten, ob die Curve der negativen Schwankung die Abscissenlinie erreicht oder selbst unter dieselbe herabsinkt. Die Versuche hierüber haben ergeben, dass der Muskelstrom bei der negativen Schwankung nur bis Null herabsinken kann, aber niemals negativ wird, wie dies in Fig. 87 angegeben ist. Bei schwacher Reizung erreicht die Curve die Abscisse nicht, sie sinkt um so stärker herab, je stärker die Reizung ist, geht aber auch bei der stärksten Reizung nicht unter die Abscisse hinunter. Im Maximum der negativen Schwankung wird daher die elektromotorische Kraft des Muskels Null. Dies scheint mir eine für die Theorie wichtige Thatsache zu sein.

Etwas verwickelter gestalten sich die Vorgänge bei der Reizung, wenn man einen unverletzten Muskel von zwei Punkten ab-

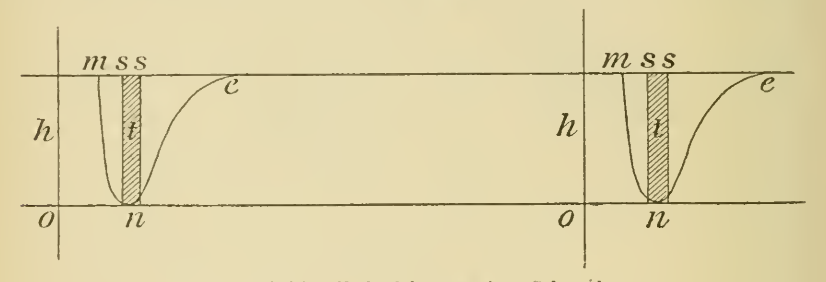


Fig. 87. Zeitlicher Verlauf der negativen Schwankung.

leitet. Der einfachste Fall dieser Art besteht darin, dass wir einen langen parallelfaserigen Muskel *mm* (Fig. 88) an einem Endpunkte *r* reizen und ihn an zwei möglichst symmetrisch gelegenen Punkten des Längsschnitts l_1 und l_2 unter Anwendung des Rheotoms ableiten. Wir wollen annehmen, dass diese Punkte keinen Strom geben. Dann wird bei dauernd geschlossenem Kreise während der Reizung keine oder nur eine geringe Wirkung an der Nadel bemerkbar sein. Sobald man aber die Rheotommethode anwendet, so findet man, dass jedem Reiz zwei sehr schnell auf einander folgende entgegengesetzte Ströme folgen. In dauernd geschlossenem Kreise heben sie sich daher zum grössten Theile auf. Dieser Vorgang ist auf die Fortpflanzung der Reizwelle zurückzuführen, welche in der Fig. 88 durch die Curven *1* und *2* angedeutet ist. Wenn dieselbe von *r* aus den Punkt l_1 erreicht hat, so befindet sich das Muskelelement *1* im Zustande der negativen Schwankung; daher ist die Stelle *1* negativ, die Stelle *2* dagegen noch positiv. In diesem Zeitmoment beobachten wir einen Strom in der Richtung der Pfeile *1* durch Muskel und Bogen. Wenn die Reizwelle aber das Element *2* erreicht hat, so befindet sich dieses in negativer Schwankung und verhält sich daher negativ gegen das Element *1*. Wir beobachten in diesem Zeitmoment einen Strom von der

Richtung der Pfeile *2*. Der Strom *2* ist meist schwächer als der Strom *1*. Daraus folgt, dass die Reizwelle, wie die Contraktionswelle, mit der Fortpflanzung an Höhe abnimmt.

Man kann das so gewonnene Resultat in folgenden Satz zusammenfassen: Jeder Punkt des Muskels, welcher innerhalb der Reizwelle liegt, ist negativ gegen jeden in Ruhe befindlichen Punkt.

Auch bei der Ableitung des unverletzten Muskels von Längsschnitt und Sehnenende, dem natürlichen Querschnitt, beobachtet man eine solche Doppelschwankung. Die erste entspricht der negativen Schwankung des Muskelstromes, wenn statt der Sehne der künstliche Querschnitt abgeleitet würde; die zweite Schwankung, auch die positive genannt, ist ihr entgegengesetzt gerichtet. Es erklärt sich die positive Schwankung daraus, dass das Sehnenende der Faser sich wie Längsschnitt verhält und daher gegen den Längsschnitt stärker negativ wird, sobald die Reizwelle an demselben anlangt. Man beobachtet diese

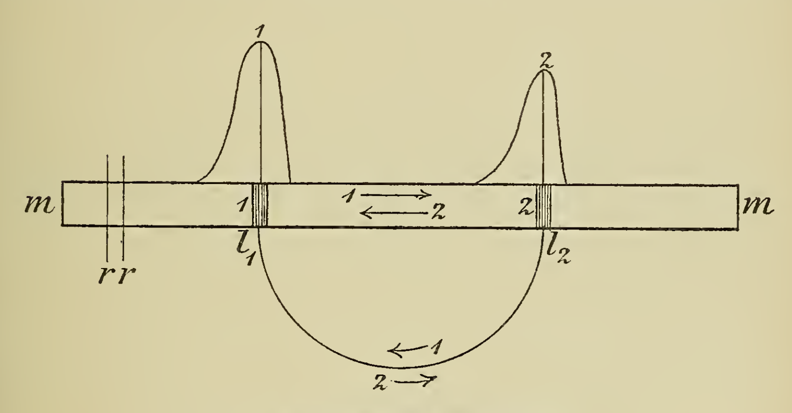


Fig. 88. Fortpflanzung der Reizwelle.

Doppelschwankung auch meist, wenn man den Muskel von seinem Nerven aus reizt, da sich die Reizwelle in jeder Faser von der Eintrittsstelle der Nervenfaser nach den Sehnenenden fortpflanzt. In sehr unregelmässig gebauten Muskeln ist der Verlauf der Stromschwankungen ein sehr verwickelter. Auch wenn der lebende Muskel gänzlich stromlos ist (vollkommen parelektronomisch), entsteht bei jeder Zuckung eine Doppelschwankung bei Ableitung von Längsschnitt und Sehnenende. Die zuerst eintretende negative Schwankung ist stärker als die darauf folgende positive. Daher ist die Gesammtschwankung des unversehrten Muskels, auch des stromlosen, immer eine negative, d. h. es entsteht durch die Differenz der Schwankungen ein Strom, welcher im Muskel vom Längsschnitt zur Sehne fliesst.

Theorie des Muskelstromes. Molekulartheorie. — Von du Bois-Reymond ist folgende Theorie des Muskelstromes aufgestellt worden. Derselbe geht von der Ueberlegung aus, dass jedes kleinste Element einer Muskelfaser, welches man sich von zwei einander sehr nahen Querschnitten begrenzt denkt, einen Strom zeigen würde. Denken wir uns dieses auch in der Längsrichtung der Faser in kleinste

Theilchen zerlegt, so würde jedes derselben an der dem Längsschnitt zugewendeten Seiten positive, an den beiden dem Querschnitt zugewendeten Seiten negative Spannung besitzen. Du Bois-Reymond nimmt daher an, dass in der Muskelfaser oder in deren Fibrillen „elektromotorische Moleküle" enthalten sind, welche in der Längs- und Querrichtung der Faser in gesetzmässiger Weise angeordnet sind. Fig. 89 zeigt diese Anordnung für eine Längsreihe der Moleküle. Dieselben sind peripolar, besitzen in der Aequatorialzone positive und in den beiden Polarzonen negative Spannung. Sie wenden ihre positive Aequatorialzone dem Längsschnitt und ihre einander zugewendeten negativen Polarzonen dem Querschnitt der Faser zu. Man denkt sie sich in dieser Anordnung in einer leitenden Flüssigkeit eingebettet (Fig. 89).

Es ist klar, dass aus dieser Anordnung der Moleküle ein Strom vom Längsschnitt zum Querschnitt in einem angelegten Bogen lq hervorgehen muss. Aber es ergiebt sich aus dieser Theorie auch, dass

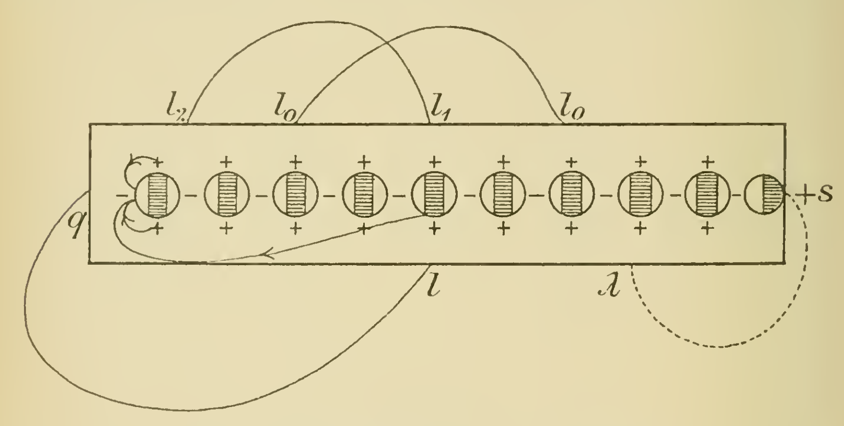


Fig. 89. Molekulartheorie von du Bois-Reymond.

der abgeleitete Strom im Bogen lq nur ein schwacher Theilstrom der viel stärkeren inneren Ströme ist, welche, wie die Pfeile anzeigen, durch die leitende Flüssigkeit der Faser oder deren feuchte Umhüllungen hindurch gehen. Man kann auch aus dieser Theorie die schwachen Ströme des Längs- und Querschnittes und die Stromlosigkeit bei Ableitung symmetrischer Punkte erklären. (Ableitung $l_1 l_2$ und $l_0 l_0$).

Um die Parelektronomie des Muskels zu deuten, nimmt diese Theorie an, dass am Sehnenende der Faser, entsprechend einer Aenderung der Struktur, eine andere Anordnung der elektromotorischen Moleküle besteht, indem hier, wie Fig. 89 zeigt, eine bipolares Molekül s die Reihe abschliesst, welches seine positive Seite dem Sehnenende zuwendet. Man erkennt, dass in dem angelegten Bogen λs entweder kein Strom herrscht, wenn die positiven Spannungen an beiden abgeleiteten Punkten gleich sind, oder auch ein schwacher Strom in gewöhnlicher Richtung, wenn die positive Spannung in λ grösser ist als in s. Entfernt oder zerstört man die Sehnenschicht, so tritt die starke negative Spannung des künstlichen Querschnittes in Wirkung.

Die Molekulartheorie erklärt die negative Schwankung aus einer

Abnahme der elektromotorischen Kraft der Moleküle im Zustande der Erregung. Leiten wir (Fig. 89) den Strom von *l* und *q*, dem Längsschnitt und künstlichen Querschnitt ab, so wird eine negative Schwankung desselben eintreten, wenn das in *l* abgeleitete Molekül an Kraft abnimmt.

Nachdem mit Hilfe des Rheotoms erwiesen war, dass die negative Schwankung mit dem Erregungsprocess der Faser zusammenfällt und sich in Form einer Welle fortpflanzt, welche der Contraktionswelle vorausgeht, wurde hierdurch der Molekulartheorie eine neue Stütze verliehen. Auf Grund von Untersuchungen über die elektrische Reizbarkeit der Muskeln und Nerven, sowie in Rücksicht auf die chemischen Vorgänge in dem Muskel, ist von mir der Molekulartheorie eine speciellere Deutung gegeben worden. Die so modificirte Theorie habe ich die elektrochemische Molekulartheorie genannt.

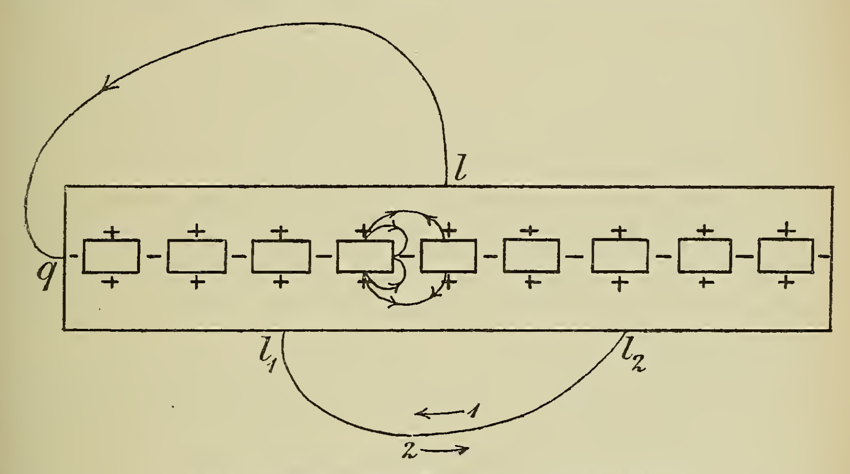


Fig. 90. Elektrochemische Molekulartheorie (Bernstein).

Ausgehend von der fibrillären Struktur der Faser, nimmt auch diese Theorie eine Anordnung von Molekülen besonderer Art in der Längs- und Querrichtung derselben an. Diese sehr complicirt zusammengesetzten Moleküle mögen die Form prismatischer Körperchen haben, welche in Längsreihen (Fig. 90) angeordnet sind. Die Kerne dieser Moleküle mögen die Eigenschaft haben, an ihren Längsseiten elektropositive Atomgruppen zu binden, an ihren dem Querschnitt zugewendeten Endflächen dagegen elektronegative Atome oder Atomgruppen. Es wird ferner angenommen, dass der Kern des Moleküls die dem lebenden Zustande entsprechende Constitution des Eiweisses (lebendes Eiweiss, Pflüger, s. S. 12, 223) besitzt, dass die elektropositiven Atomgruppen aus den der Oxydation unterliegenden Stoffen, den Kohlehydraten u. s. w., gebildet werden, und dass die elektronegativen Atome aus dem assimilirten Sauerstoff bestehen (s. 10. Cap. 2.).

Ein solches Molekül verhält sich nun in einer leitenden Flüssigkeit wie ein mit Ionen beladener kleiner Metallfaden, z. B. wie ein Platinfaden, der an den Längsseiten mit H, an den beiden Endseiten mit O beladen ist. Die Molekülreihe erzeugt daher in der umgeben-

den Flüssigkeit oder in einem angelegten Bogen Ströme in der Art und Weise, wie wir sie am Muskel beobachten. Die Ladung der Moleküle mit Ionen geschehe aus der umgebenden Flüssigkeit durch chemische Affinitäten und entspreche dem Ernährungsvorgange, durch welchen vom Blute und den Säften aus beständig neue Stoffe zugeführt werden.

Die Moleküle befinden sich in Folge ihrer Constitution und Anordnung in einem sehr labilen Gleichgewichtszustande, welcher durch jeden Reiz gestört wird und zur Auslösung der angesammelten chemischen Spannkräfte führt. In welcher Weise die einzelnen Reize dieses Gleichgewicht aufheben, wird später in der Nervenphysiologie (siehe 10. Cap. 2.) des Näheren erläutert werden. Denken wir uns, dass durch irgend einen Reiz im Punkte l_1 (Fig. 90) das Molekül so erschüttert wird, dass es seine Ionen nicht mehr zu binden vermag, so wird daselbst eine Vereinigung derselben stattfinden; es verliert seine Kraft, und in dem angelegten Bogen $l_1 l_2$ erscheint ein Strom des Moleküls in l_2 in der Richtung des Pfeiles *1*. Der in Erregung befindliche Punkt l_1 erscheint daher negativ gegen den Punkt l_2, in welchem positive Spannung herrscht. Dieser in einem Molekül stattfindende Erregungsprocess stört aber wieder den Gleichgewichtszustand der benachbarten Moleküle, so dass sich der Erregungsprocess von Molekül zu Molekül fortpflanzt. Ist derselbe zu dem Molekül l_2 gelangt, so vollzieht sich in diesem der Process der negativen Schwankung. Inzwischen aber hat sich durch den Vorgang der Ernährung das Molekül l_1 restituirt, indem es positive und negative Ionen wieder assimilirt hat. Es erscheint daher als zweite Phase der negativen Schwankung ein kurzdauernder Strom in der Richtung des Pfeiles *2*.

Bei der Ableitung von l und q tritt nur eine negative Phase der Schwankung auf, so lange die Erregung im Punkte l weilt; pflanzt sie sich nach q hin fort, so hat der Process an allen Molekülen zwischen l und q keine Wirkung in dem ableitenden Bogen, denn diese Moleküle wirken nach beiden Seiten in gleichem Sinne. Dies stimmt mit der Beobachtung vollständig überein.

Die Parelektronomie des Muskels lässt folgende Auffassung zu. An den Sehnenenden der Fasern liegen keine frei endenden Moleküle, sondern jede Reihe sei mit der benachbarten zu einer geschlossenen Kette verbunden, wie es Fig. 91 zeigt. Daher herrscht am Sehnen-

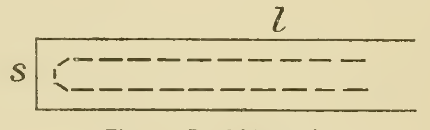


Fig. 91. Parelektronomie.

ende s ebenfalls positive Spannung wie am Längsschnitte l. Pflanzt sich die Reizwelle bis zur Sehne fort, so wird diese wie jeder erregte Längsschnitt negativ gegen ruhende Punkte des Muskels. Der Strom von Sehne und Längsschnitt ist meist nicht Null, sondern es ist gewöhnlich der Längsschnitt stärker positiv als die Sehne, weil die Moleküle am Längsschnitt in der Nähe der Nerven und Gefässe in Folge besserer Ernährung stärkere Ladungen besitzen als am Sehnenende.

Durch den Einfluss der Kälte wird der Stoffwechsel so herabgesetzt, dass die Stärke der Ladungen überall gleich wird.

Die elektrochemische Molekulartheorie ist im Stande, davon Rechenschaft zu geben, welcher innere Zusammenhang zwischen den elektrischen, chemischen und mechanischen Vorgängen in der Muskelfaser (u. auch Nervenfaser) existirt. Die Ladungen der Moleküle stellen die Menge der angesammelten chemischen Spannkräfte vor, welche bei der Erregung in lebendige Kraft umgesetzt werden. Die negative Schwankung eines Moleküls ist ein Zeichen dafür, dass elektrochemische Spannkraft desselben in Wärme und Bewegung verwandelt wird. Dieser Vorgang ist zu vergleichen mit der Entladung einer Polarisationsbatterie oder eines Accumulators, durch welche irgend eine Arbeit auf Kosten elektrochemischer Spannkräfte hervorgebracht werden kann. Die Moleküle des Muskels stellen gewissermaassen eine Batterie von Accumulatoren vor, welche sich bei der Thätigkeit entladen und durch den chemischen Process der Ernährung beständig wieder geladen werden. Je höher die positive Spannung an einem Längsschnittpunkte der Faser, um so grösser ist die dort herrschende Ladung angesammelter Spannkräfte. Beim Absterben nehmen die Ladungen der Moleküle allmählig bis Null ab.

Auch im Ruhezustande findet beständig eine chemische Verbindung der Ladungen in geringerem Maasse statt, entsprechend den in der Ruhe stattfindenden chemischen Processen im Muskel, welche Wärme erzeugen. Man kann sich vorstellen, dass in Folge dessen jedes Molekül von kleinen Molekularströmen umflossen sei, wie sie bereits du Bois angenommen hatte; dagegen heben sich die Ströme zwischen je zwei Molekülen auf und halten ihre Ladungen in einem Zustande labilen Gleichgewichts (s. Fig. 90 bei *b*). Nach unserer Kenntniss von den chemischen Processen im Muskel haben wir ferner anzunehmen, dass auch in der Ruhe eine beständige Spaltung und Oxydation des Molekülkernes selbst vor sich geht, welcher aus Eiweissmolekülen zusammengesetzt ist. Da aber bei der Contraktion kein Mehrverbrauch von Eiweiss stattfindet, so ist dieser chemische Process im Molekülkern während der Contraktion nicht beschleunigt. Die Seitenketten des Molekülkerns, welche der stärkeren Oxydation bei der Thätigkeit unterliegen, bestehen nach unserer Annahme daher nur aus N-losen Atomgruppen (s. S. 293 u. d. Cap. 3.).

Nach dieser Theorie fallen nun die elektrischen und chemischen Processe bei der Erregung zeitlich und ursächlich zusammen. Die mechanischen Vorgänge in der Muskelfaser, die Contraktionsprocesse, können nur die Folge der vorangehenden chemischen Aenderungen sein. Daher liegt der durch die negative Schwankung erkennbare elektrochemische Vorgang schon in dem Stadium der latenten Reizung.

Alterationstheorie. — Die du Bois'sche Theorie der Muskel- und Nervenströme setzte eine Präexistenz der elektrischen Spannungen in den Molekülen der Faser voraus. Dieser unbewiesenen Hypothese gegenüber stellte L. Hermann die Ansicht auf, dass solche Spannungen nicht vorhanden seien, sondern dass sie in der Substanz der Faser erst durch den Process des Absterbens bei Verletzung oder Alteration des Organes entstehen. Die von ihm aufgestellte Alterationstheorie des Muskel- und Nervenstromes ist folgende:

Bei der Anlegung eines künstlichen Querschnittes entsteht mit grosser Schnelligkeit eine abgestorbene Schicht. Diese verhält sich elektronegativ gegen die lebende Substanz, und zwar ist die Quelle der entstehenden Spannungen der Contakt beider Substanzen mit einander. Auf diese Annahme lassen sich der Längsquerschnittsstrom, sowie die Ströme vom Längsschnitt, vom Querschnitt und die Neigungsströme zurückführen.

Der unverletzte Muskel, welcher keine Alteration erlitten hat, besitzt nach Hermann weder innere Spannungen, noch einen äusseren Strom. Der stromlose lebende Muskel besteht aus einer überall gleichartigen Muskelsubstanz. Findet nun durch Absterben eine Alteration von der Oberfläche aus statt, so tritt der Muskelstrom mehr oder weniger stark zum Vorschein.

Die negative Schwankung des Muskelstromes deutet Hermann durch die Annahme, dass erregte Substanz, ebenfalls wie todte, sich durch den Contakt gegen ruhende Substanz elektronegativ verhält.

Die Grundlage der Hermann'schen Theorie ist daher die Annahme einer Elektricitätsentstehung durch den Contakt zweier (oder auch mehrerer) Abschnitte der Faser mit einander. Diese Theorie betrachtet die elektrischen Vorgänge im Muskel nur als Begleiterscheinungen der physiologischen Processe.

Hermann suchte den Beweis dafür zu erbringen, dass eine Präexistenz der Spannungen in der Muskelsubstanz nicht bestehe, sondern erst durch die Alteration derselben erzeugt werde. Er construirte nach dem Princip des Differentialrheotoms einen Apparat, das Fallrheotom, mit welchem ein Muskel durch einen fallenden Hammer an einer Stelle des Längsschnittes zerquetscht und kurz darauf während eines kleinen Zeitmomentes von dieser Stelle und einem anderen Längsschnittpunkte zum Galvanometer abgeleitet wurde. Wenn nun die Spannungen im Muskel präexistirten, so müsste, wie Hermann meinte, der Muskelstrom momentan in voller Höhe vorhanden sein. Dies war nun allerdings nicht der Fall; aber er stieg in ausserordentlich kurzer Zeit, kleiner als $^1/_{300}$ Secunde, zu seiner vollen Stärke an.

Dieses Resultat ist aber meines Erachtens keine Widerlegung der Präexistenzlehre, sondern eher eine Bestätigung derselben. Dasselbe lässt sich nach dieser Lehre sehr gut deuten. Denn bei der Zerquetschung der abgeleiteten Muskelstelle stirbt dieselbe nicht momentan ab, sie verliert daher ihre elektromotorischen Eigenschaften auch nicht momentan. Nun heben sich bei Ableitung zweier Längsschnittpunkte (s. Fig. 90) die Kräfte der beiden abgeleiteten Moleküle gegenseitig auf; wird das eine vernichtet, so kommt der Strom des anderen erst in voller Stärke zum Vorschein, wenn das erste seine Kraft gänzlich verloren hat. Die Zeit von $^1/_{300}$ Secunde ist daher die Absterbezeit und stimmt, wie auch Hermann bemerkte, mit der Zeit der negativen Schwankung auffallend überein. Wir haben es indess hier mit einer tödtlichen Erregung zu thun, von welcher sich die getroffenen Moleküle nicht wieder erholen, also auch ihre elektromotorische Kraft nicht wieder erlangen.

Die Hermann'sche Theorie ist daher in ihrem ersten Theile, dass todte und erregte Substanz sich negativ gegen lebende ruhende Substanz verhalten, nur eine präcise Formulirung der Thatsachen, welche die

Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche des Muskels angiebt; in ihrem zweiten Theile hingegen, dass diese Spannungen durch den Contakt jener Substanzen gegen einander entstehen, ist sie ebenso unbewiesen wie die Molekulartheorie. Sie hat gegen letztere den unverkennbaren Nachtheil, dass sie einer weiteren Deutung jener merkwürdigen elektrischen Spannungen an lebenden Organen nicht fähig ist, so dass dieselben gewissermaassen nur den Charakter ganz zufälliger Begleiterscheinungen haben würden, ohne mit den inneren Molekularprocessen in einem wesentlichen Zusammenhange zu stehen.

3. Die chemischen Vorgänge im Muskel.

Chemische Zusammensetzung. — Die chemische Zusammensetzung des lebenden Muskels lässt sich nicht direct ermitteln, da er bei jeder Art chemischer Behandlung abstirbt. In dem todten Muskelfleische hat man eine gewisse Menge von chemischen Bestandtheilen vorgefunden. Zum grössten Theile ist der Muskel, d. h. die Muskelfaser, aus Eiweisskörpern zusammengesetzt. Der wichtigste derselben, welcher den Hauptinhalt der Faser bildet, ist von Kühne das Myosin genannt worden. Man erhält nach Kühne das Myosin durch Extraktion des mit Wasser ausgewaschenen zerkleinerten Fleisches mit einer 10%igen ClNa-Lösung. In dieser Lösung gerinnt es bei einer Temperatur von 55—60° C. Liebig hatte diesen Eiweisskörper mit verdünnter ClH-Säure (0,1—0,5 %) extrahirt und denselben als Acidalbumin (Syntonin) erhalten. In der lebenden Muskelfaser befindet sich das Myosin aber in einer unbekannten Weise an das Molekül der lebenden Substanz gebunden. Daher suchte Kühne das Myosin aus dem möglichst frischen, unveränderten Muskel zu gewinnen. Es gelang ihm dies, soweit es möglich war, dadurch, dass er lebende Froschmuskeln bei — 7° C. gefrieren liess, dieselben zu einem Schnee zerrieb und die bei 0° C. aufgethaute Masse durch ein Tuch presste und nochmals filtrirte. Die so erhaltene trübe, gelbliche, dicke Flüssigkeit ist das Muskelplasma. Diese bleibt bei 0° flüssig und unverändert. Steigt aber die Temperatur derselben auf 10—15° C., so tritt sehr bald eine Gerinnung in derselben ein, welche mit der Blutgerinnung grosse Aehnlichkeit hat. Es scheidet sich das Myosin in Flocken in derselben aus, und es bleibt eine klare Flüssigkeit, das Muskelserum, zurück. Das Muskelplasma zeigt Anfangs eine neutrale oder schwach alkalische Reaktion, bei der Gerinnung des Myosins tritt saure Reaktion in der Flüssigkeit auf.

Das Muskelplasma ist selbstverständlich nicht ein chemisch unveränderter Bestandtheil der lebenden Substanz des Muskels. Aber von der Erfahrung ausgehend, dass in der Kälte die chemischen Veränderungen der Organe nur sehr geringe sind, kann man annehmen, dass das Myosin in der lebenden Faser auch wie in dem Plasma als lösliche Modification enthalten ist, und dass erst beim Absterben des Muskels eine chemische Aenderung desselben stattfindet. Die chemische Zusammensetzung des gefrorenen Muskels wird der des lebenden noch ziemlich nahe stehen; beim Aufthauen stirbt aber der Muskel schnell ab.

In dem Muskelfleische findet man ausser dem Myosin noch geringere Mengen anderer Eiweisskörper vor. In dem wässerigen Extrakte des Muskelfleisches ist ein Eiweisskörper enthalten, welcher bei 45° C. gerinnt, und ein zweiter, welcher bei 70—75° C. ausfällt. Der letztere ist mit Serumalbumin identisch.

In dem Wasser- oder Alkoholextrakte des Muskelfleisches sind ferner die von J. v. Liebig zuerst gewonnenen N-haltigen Extraktivstoffe enthalten. Zu diesen gehört 1. Kreatin, ($C_4H_9N_3O_2$), 2. das Kreatinin, ($C_4H_7N_3O$) und die ihnen verwandten Körper, 3. Xanthin ($C_5H_4N_4O_2$) und 4. Hypoxanthin ($C_5H_4N_4O$). Dazu gehört ferner 5. die ihrer Zusammensetzung nach noch unbekannte Inosinsäure. Harnstoff ist in den Muskeln der Fische in merklichen Mengen gefunden worden. (Eigenschaften dieser Körper s. Anhang.)

Wichtige chemische Bestandtheile der Muskeln, welche in die Extrakte übergehen, sind einige Kohlehydrate. Man findet unter diesen 1. das Glycogen, 2. Dextrose, 3. Inosit. Das Glycogen, welches in grosser Menge von der Leber bereitet wird (s. S. 227), ist wohl als ein wesentlicher Bestandtheil der Muskelfaser anzusehen, obgleich es in einigen Fällen vermisst worden ist; doch liegt dies vielleicht nur an der Mangelhaftigkeit des Nachweises. Der Muskelzucker, von Meissner dargestellt, ist gährungsfähig und rechtsdrehend, reducirt ebenso stark wie Traubenzucker, ist also wohl mit Dextrose identisch. Der nicht der Alkoholgährung fähige, nicht reducirende Inosit ist unter allen thierischen Geweben nur dem Muskel eigenthümlich, kommt aber in den Pflanzen (grünen Bohnen) vor. Er kann durch Gährung in Milchsäure und Buttersäure gespalten werden (s. Anhang).

Unter den organischen Säuren kommt im todten Muskelfleische constant eine gewisse Menge Milchsäure, ($C_3H_3O_5$), vor. Man hat die aus dem Muskel gewonnene auch die Fleischmilchsäure genannt, da sie sich von der gewöhnlichen Gährungsmilchsäure aus Milchzucker dadurch unterscheidet, dass sie optisch aktiv ist und andere Zinksalze bildet als diese. Sie ist wahrscheinlich ein Gemisch von optisch aktiver Aethylidenmilchsäure und Aethylenmilchsäure (s. Anhang). Sie ist eine gelbliche, syrupöse Flüssigkeit, in Wasser, Alkohol und Aether löslich.

In dem Muskel sind ferner unorganische Salze enthalten, welche in der Asche zurückbleiben. Der grösste Theil derselben besteht aus saurem phosphorsaurem Kali. Dann findet man Kalk- und Magnesiumphosphate, etwas Eisen, Spuren von Natronsalzen und Chlorverbindungen. Wie in allen Geweben sind im Muskel auch Gase, und zwar vornehmlich CO_2 enthalten, welche wie im Blute theils absorbirt, theils locker und fester chemisch gebunden ist. O und N sind nur in sehr geringen Mengen absorbirt vorhanden.

Der procentische Gehalt der Muskelsubstanz an den wichtigeren Stoffen ist etwa folgender:

Wasser	74— 80 %
Feste Bestandtheile .	26— 20 %

Die festen Bestandtheile sind:

Eiweisskörper . . .	15,0—18.0 %
Kreatin	0,2— 0,3 %

Glycogen	0,5— 1,0 %
Milchsäure	1,5— 2,3 %
Kali	5,5 %
Phosphorsäure . . .	0,6— 0,7 %

Die Todtenstarre des Muskels. — Die seit Alters her bekannte Leichen- oder Todtenstarre wird durch Veränderungen in den Muskeln hervorgebracht, welche man Muskelstarre nennt. Man beobachtet bei Menschen und Thieren, dass einige Zeit nach dem Tode eine Starrheit und Unbeweglichkeit der Glieder in den Gelenken eintritt. Die Muskeln fühlen sich hart und gespannt an, als ob sie krampfhaft zusammengezogen wären. Sucht man ein Gelenk gewaltsam zu bewegen, so finden oft Zerreissungen von Muskeln und Sehnen statt. Die Körpertheile verharren daher in der Lage, in welcher sie starr geworden sind, was besonders am Unterkiefer und den Extremitäten auffällt. Die Starre tritt etwa 2—7 Stunden nach dem Tode ein, dauert zwei oder mehrere Tage und löst sich allmählig, indem die Muskeln wieder weicher, dehnbarer und die Gelenke wieder beweglich werden. Von Nysten ist eine gewisse Reihenfolge in dem Auftreten der Starre beschrieben worden, wonach sie zuerst die Muskeln des Kopfes und Halses, dann die der oberen Extremität, des Rumpfes und zuletzt die der unteren Extremität ergreift. In derselben Reihenfolge soll auch die Lösung der Starre vor sich gehen. Nach erschöpfenden Krankheiten, Typhus und Cholera, tritt die Todtenstarre sehr schnell auf. Ebenso hat man beobachtet, dass eine vorangegangene starke Ermüdung den Eintritt der Starre sehr beschleunigt, so dass z. B. auf dem Marsche oder in der Schlacht gestorbene Soldaten oft so schnell starr werden, dass sie mit dem Gewehr in der Hand, gegen eine Mauer gelehnt, aufrecht stehen bleiben. Auch gehetztes Wild wird in wenigen Minuten starr. Es hat ferner die Temperatur einen grossen Einfluss auf den Ablauf der Muskelstarre. In der Kälte tritt sie später ein und dauert länger an, in der Wärme tritt sie schneller ein, löst sich aber auch schneller, unter bald eintretender Fäulniss.

Bei verschiedenen Thierclassen beobachtet man unter gleichen äusseren Bedingungen Unterschiede im Auftreten der Starre. Die Muskeln der Warmblüter, Säugethiere und namentlich der Vögel werden schneller starr als die der kaltblütigen Thiere; die Muskeln der Amphibien, wie der Frösche, können in der Kälte tagelang erregbar bleiben.

Untersucht man die Muskeln nach dem Tode, so findet man, dass die Reizbarkeit längere Zeit vorher erlischt, bevor die Starre sich ausbildet. Das Aussehen des Muskels verändert sich allmählig, indem er seine frische, röthliche, in dünnen Lagen durchscheinende Farbe verliert, weisslich trübe und undurchscheinend wird. Vor Allem nimmt seine Dehnbarkeit beträchtlich ab, so dass die Fasern bei der Dehnung leicht reissen. Unter dem Mikroskop sieht man, dass sie sich dabei verdicken, trübe und undurchsichtig werden.

Die nach dem Tode von selbst auftretende Starre hat man auch im Besonderen die „Zeitstarre" genannt. Durch physikalische und chemische Einwirkungen kann man die Starre sehr schnell herbeiführen. Bei der Erwärmung des Muskels auf 45—50° C. wird derselbe sofort

starr, ebenso tritt die Starre bei der Einwirkung gewisser Flüssigkeiten und Dämpfe sofort ein, z. B. durch Säuren, durch Chloroform, Alkohol, Aether, Carbolsäure u. s. w. Man spricht daher auch von einer Wärmestarre, oder Chloroformstarre u. s. w.

Dem Eintritt der Starre geht in allen Fällen das Absterben des Muskels voran. Jede längere Unterbrechung des Ernährungs- und Stoffwechselprocesses im Muskel hat Starre desselben zur Folge. Auch innerhalb des lebenden Körpers kann daher die Starre eintreten, wenn der Blutkreislauf längere Zeit unterbrochen wird (s. Stenson'scher Versuch S. 375).

Chemische Vorgänge bei der Starre. — Wegen der Aehnlichkeit mit dem Tetanus ist von Nysten die Starre als eine krampfhafte Contraktion aufgefasst worden, gleichsam als die letzte Lebensäusserung des Muskels, bevor er vollständig abstirbt. Aber der Zustand des Tetanus unterscheidet sich wesentlich von dem der Todtenstarre; der starre Muskel ist gänzlich abgestorben und unerregbar. Erst die chemischen Untersuchungen über die Vorgänge bei der Starre haben zu einer besseren Einsicht über das Wesen derselben geführt. Brücke hat zuerst die Ansicht ausgesprochen, dass die Starre beim Aufhören des Stoffwechsels im Muskel durch eine Gerinnung der in der Faser enthaltenen Eiweisskörper herbeigeführt würde, und Kühne hat alsdann durch die oben angeführten Versuche am Muskelplasma diese Theorie der Starre hinreichend begründet. Auch in der Muskelfaser muss hiernach ähnlich wie in dem Muskelplasma eine Gerinnung des Myosins eintreten, sobald die Ernährung des Muskels aufhört, oder derselbe durch äussere Eingriffe getödtet wird. Die Gerinnung des Myosins in der Faser versetzt dieselbe in den starren Zustand.

Eine zweite auffällige chemische Veränderung, welche durch die Starre in dem Muskel herbeigeführt wird, ist die Bildung von Milchsäure. Du Bois-Reymond hat festgestellt, dass der frische lebende und ruhende Muskel auf seinem Querschnitt eine neutrale oder schwach alkalische Reaktion besitzt. Wenn man den frischen Querschnitt auf rothes oder violettes Lackmuspapier aufsetzt, so erhält man einen schwach bläulichen Fleck. Der todtenstarre Muskel hingegen erzeugt mit seinem Querschnitt auf blaues Lackmuspapier gedrückt einen sehr deutlichen rothen Fleck. Daher hatten die Chemiker, welche vorher nur das Fleisch geschlachteter Thiere längere Zeit nach dem Tode untersucht hatten, dasselbe immer sauer reagirend vorgefunden. Du Bois-Reymond zeigte nun, dass der Muskel sehr schnell die saure Reaktion annimmt, wenn er durch Erhitzen auf 45—50° C. starr gemacht wird. Die chemischen Processe bei der Wärmestarre sind also denen der Zeitstarre ähnlich.

Die beim Starrwerden sich bildende, das Lackmuspapier röthende Säure ist Fleischmilchsäure. Wenn man frische lebende Muskeln und todtenstarre Muskeln mit heissem Wasser extrahirt, so findet man in dem Extrakte der letzteren eine grössere Menge von Milchsäure vor als in dem Extrakte der ersteren (Röhmann). Eine Entstehung anderer Säuren, etwa von Phosphorsäure, wie eine Zeitlang behauptet worden ist, ist nicht nachgewiesen; dagegen können sich durch die entstehende Milchsäure aus den vorhandenen Phosphaten saure Salze bilden.

Sehr bemerkenswerth ist die von du Bois-Reymond beobachtete Thatsache, dass beim schnellen Erhitzen des Muskels auf 100° C. keine Säurebildung in demselben stattfindet. Im Gegentheil reagirt dieser auf seinem Querschnitt stärker alkalisch als der lebende Muskel. Erhitzt man aber den starren, bereits sauren Muskel auf 100°, so verliert er seine saure Reaktion keineswegs; ferner findet man, dass wenn man den frischen Muskel langsam bis zu 100° erwärmt, er die bei 45—50° angenommene saure Reaktion bei weiterem Erhitzen beibehält. In der Siedehitze gerinnt das Myosin noch fester, und zugleich gerinnen auch die übrigen Eiweisse.

Es geht aus diesen Beobachtungen hervor, dass beim plötzlichen Erhitzen des Muskels auf 100° die chemischen Processe in demselben anders ablaufen als bei der Zeitstarre oder Wärmestarre. In letzterem Falle finden noch gewisse Spaltungsprocesse statt, während die lebende Substanz abstirbt, und es bildet sich hierbei unter den Spaltungsproducten Milchsäure. Bei plötzlichem und schnellem Absterben bei 100° C. aber kommen solche Spaltungsprocesse nicht mehr zu Stande; es werden vielmehr alle chemischen Processe im Muskel schnell abgebrochen. Daher kann man sich dieses Mittels bedienen, um den chemischen Zustand des Muskels unter verschiedenen Lebensbedingungen festzustellen. Man muss ihn aber in allen seinen Theilen möglichst schnell auf die Siedetemperatur bringen, was bei grösseren Muskelmassen wegen der langsamen Wärmeleitung nur unvollkommen geschehen kann. Geht die Erwärmung nicht durchweg schnell genug vor sich, so laufen mehr oder weniger die chemischen Processe der Starre ab.

Es ist ferner von L. Hermann nachgewiesen worden, dass beim Starrwerden in dem Muskel auch eine ansehnliche Menge CO_2 entsteht, welche man mit der Luftpumpe aus ihm entfernen kann. Frische lebende Muskeln geben viel weniger CO_2 an das Vacuum der Luftpumpe ab. Es ist daher sehr wahrscheinlich, dass die bei der Starre sich bildende CO_2 durch Spaltung und Oxydation derselben Substanzen entsteht, aus welchen sich die Milchsäure bildet.

Man hat vermuthet, dass diese Substanzen, welche die Milchsäure liefern, die Kohlehydrate des Muskels seien. O. Nasse hat festgestellt, dass bei der Starre eine Umwandlung des vorhandenen Glycogens in Zucker stattfindet, so dass man in dem starren Muskel kein Glycogen mehr antrifft. Diese Umwandlung wird offenbar durch ein diastatisches Ferment bewirkt. Erhitzt man den lebenden Muskel auf 100° C., so wird dieses Ferment zerstört, und man findet neben dem Bestand an Glycogen nur wenig Zucker im Muskel vor. Wenn man aber den Zucker des starren Muskels in Glycogen umrechnet, so erhält man weniger, als im lebenden Muskel vorhanden gewesen ist. Daraus schliesst Nasse, dass beim Starrwerden Glycogen oder daraus entstandener Zucker verbraucht worden ist und sich in Milchsäure, vielleicht auch in CO_2 umgesetzt hat. Da nun Milchsäure aus Zucker durch Gährung entstehen kann, so hat man auch vermuthet, dass im Muskel ein Milchsäureferment enthalten sei oder sich bilde, welches diese Umsetzung bewirke. Aber hiergegen lässt sich einwenden, dass bis jetzt nur eine Milchsäuregährung durch Pilze (Bacterium lactis) bekannt ist, und dass ein unorganisirtes Milchsäureferment noch nicht hat dargestellt werden können. Soviel

steht aber fest, dass die lebende Substanz des Muskels beim Absterben durch Zeit- und Wärmestarre aus dem Vorrath von Kohlehydraten Milchsäure und wahrscheinlich auch CO_2 erzeugt. Die Milchsäure könnte durch einen blossen Spaltungsprocess entstehen, wie dies bei der Gährung der Fall ist, ohne Einwirkung von O; die CO_2 indessen kann durch Spaltung allein, wie etwa bei der Alkoholgährung, nicht entstanden sein, da die in ihr enthaltene O-Menge viel grösser ist, als in den verzehrten Kohlehydraten vorhanden war. Es müssen daher bei der Starre auch Oxydationsprocesse stattfinden, welche durch den im lebenden Muskel chemisch gebundenen O bewirkt werden. Hierfür sprechen namentlich die Versuche von Pflüger und Stintzing, welche aus dem Muskel sehr grosse Mengen CO_2 bis 100 Vol.-% entwickelt haben.

Die Starreverkürzung. — Vor und während der Entwicklung der Muskelstarre beobachtet man mehr oder weniger starke Zusammenziehungen des Muskels. An menschlichen Leichen sieht man oft fibrilläre Zuckungen der Muskeln vor dem Eintreten der Starre, z. B. hüpfende Bewegungen der Finger, welche von Sommer beschrieben worden sind. Hängt man einen isolirten Muskel im Myographion auf, so bemerkt man, dass die Zeitstarre mit einer geringen Verkürzung desselben verknüpft ist. Diese Verkürzung ist aber sehr viel geringer als die maximale tetanische Contraktionsgrösse.

Wenn man den noch erregbaren Muskel durch Wärme oder Chloroformdämpfe starr macht, so zieht er sich durch die Einwirkung dieser Reize zuerst heftig zusammen, erschlafft aber nicht wieder, sondern wird im verkürzten Zustande starr. Es geht daraus hervor, dass die mit der Starre verbundenen Verkürzungen als Contraktionen der absterbenden Muskelfaser zu betrachten sind, und dass demnach auch die geringe, bei der Zeitstarre eintretende Verkürzung als die Folge einer letzten Contraktion des absterbenden Muskels aufzufassen ist. Der Muskel bleibt im starren Zustande desshalb verkürzt, weil die Gerinnung des Myosins die Ausdehnung der Faser verhindert.

Nysten hatte daher nicht ganz Unrecht, wenn er die Starre als letzte Zusammenziehung des absterbenden Muskels ansah. Doch bildet nicht die Verkürzung des Muskels das Wesentliche des Vorgangs, sondern die Ausscheidung des Myosins. Hermann hingegen meinte den Nysten'schen Satz umkehren zu können, indem er die Contraktion des lebenden Muskels durch eine vorübergehende, sich schnell wieder lösende Starre erklären zu können glaubte, bei welcher das Myosin gerinne und sich schnell wieder löse. Es ist indessen einleuchtend, dass die Gerinnung des Faserinhaltes an sich eine Verkürzung der Faser nicht herbeiführen kann. Die Starreverkürzung kann zur Erklärung der Contraktion des lebenden Muskels nichts beitragen; beide Vorgänge beruhen vielmehr auf denselben Ursachen.

Das Nervensystem scheint einen Einfluss auf den Eintritt der Starre zu haben. Wenn man an einem eben getödteten Thiere einen Nervenstamm (Ischiadicus) durchschneidet, so tritt die Starre in den von ihm versorgten Muskeln meistens später ein als in den gleichen der anderen Seite (v. Eiselsberg, Hermann).

Lösung der Starre. — Die Lösung der Todtenstarre tritt bei

menschlichen Leichen meist mit deutlichen Fäulnisserscheinungen verbunden auf. Man hat dieselbe daher allgemein für eine Folge der Fäulnissprocesse gehalten, indem man annahm, dass das geronnene Myosin sich durch Alkali (Ammoniak) wieder löse oder erweiche. Indessen hat Hermann neuerdings nachgewiesen, dass auch bei Ausschluss aller Fäulniss eine Lösung der Muskelstarre eintritt. Wie dieselbe zu Stande kommt, ist bisher noch unklar. Jedenfalls muss eine theilweise Lösung des Myosins dabei eintreten. Dies könnte auch durch die Wirkung der Säure geschehen, indem sich Acidalbumin bildet.

Die chemischen Vorgänge bei der Contraktion. — Dass in dem Muskel bei der Contraktion chemische Processe stattfinden müssen, welche die Quelle der Muskelkraft sind, folgt aus dem Gesetze von der Erhaltung der Kraft. Der Muskel kann nur dadurch mechanische Arbeit erzeugen, dass chemische Spannkräfte in ihm in lebendige Kräfte umgesetzt werden. Ebenso wie in einer Dampfmaschine die mechanische Arbeit durch die Oxydation des Brennmaterials hervorgebracht wird, so muss auch in dem Mechanismus des Muskels die Arbeitsleistung auf chemischen Vorgängen ähnlicher Art beruhen. Dieselben bestehen in einer Spaltung und Oxydation organischer Bestandtheile.

Es ist daher von grosser Wichtigkeit, die chemischen Processe zu kennen, welche mit der Muskelthätigkeit verbunden sind. Man hat dies auf verschiedenem Wege zu erreichen gesucht. Von Helmholtz ist zuerst mit Sicherheit nachgewiesen worden, dass in dem arbeitenden Muskel chemische Veränderungen vor sich gehen. Er hat abgetrennte Froschschenkel längere Zeit tetanisirt und den Wasser- und Alkoholextrakt der Muskeln mit dem von in Ruhe befindlichen Muskeln anderer Schenkel verglichen. Helmholtz fand, dass die Menge der festen Bestandtheile des Wasserextraktes bei der Thätigkeit abnimmt, dagegen die der festen Bestandtheile des Alkoholextraktes zunimmt. Im Ganzen nimmt die Gesammtmenge der Extraktivstoffe bei der Thätigkeit ab. Um welche Extraktivstoffe es sich hierbei handelt, haben die späteren Untersuchungen bisher nur zum Theil ermittelt.

Man hat bei der chemischen Untersuchung der Muskeln vor Allem zu beachten, dass die chemischen Unterschiede des thätigen und ruhenden Muskels nur dann in vollem Maasse entwickelt sein werden, wenn der Muskel während des Versuches dem Blutstrom entzogen wird oder wenigstens sehr schnell nach dem Ende der Reizung. Denn wenn die thätigen Muskeln innerhalb des lebenden Körpers vom Blutstrom durchflossen werden, so ist anzunehmen, dass die chemische Veränderung, welche sie bei der Thätigkeit erleiden, in Folge der Ernährung von Seiten des Blutes mehr oder weniger schnell wieder ausgeglichen wird. Am sichersten ist es daher, wie Helmholtz dies gethan hatte, die Versuche an Muskeln eben getödteter Thiere vorzunehmen, wozu sich am besten die der Kaltblüter eignen.

Man hat ferner unter den chemischen Bestandtheilen der Muskeln, um deren Untersuchung es sich hier handelt, zweierlei Art zu unterscheiden: 1. diejenigen Stoffe, welche das Brennmaterial des Muskels bilden und demnach bei der Thätigkeit gespalten und oxydirt

werden: 2. die Spaltungs- und Verbrennungsproducte, welche bei der Thätigkeit aus dem Brennmaterial entstehen.

Unter den Spaltungs- und Verbrennungsproducten, welche im Muskel bei der Thätigkeit gebildet werden, sind bis jetzt folgende nachgewiesen worden: 1. Fleischmilchsäure. 2. Kohlensäure, 3. Wasser.

Von du Bois-Reymond ist zuerst gezeigt worden, dass der gereizte Muskel auf seinem Querschnitt eine deutlich saure Reaktion annimmt. Wenn man Froschmuskeln von ihren Nerven aus längere Zeit kräftig tetanisirt und dann ihren Querschnitt auf blaues Lakmuspapier aufdrückt, so erhält man einen rothen Fleck, während der ebenso lange aufbewahrte ruhende Muskel noch eine neutrale oder schwach alkalische Reaktion giebt. Man kann den Versuch auch so ausführen, dass man einem Thiere einen Nerv. ischiad. durchschneidet und dasselbe dann, um heftige Muskelkrämpfe hervorzurufen, mit Strychnin vergiftet. Da in diesem Falle die Reizung vom Gehirn und Rückenmark ausgeht (s. 11. Cap. A. 2. a), so bleiben die vom durchschnittenen Nerven versorgten Muskeln in Ruhe. Nachdem der Tod in Folge der heftigen Krämpfe eingetreten ist, vergleicht man die Reaktion der Wadenmuskeln auf beiden Seiten und findet, dass die Muskeln der gereizten Extremität sauer, die der in Ruhe gebliebenen dagegen neutral oder alkalisch reagiren.

Die in dem Muskel bei der Thätigkeit entstehende Lakmus röthende Säure ist die Fleischmilchsäure. Durch genauere Versuche, welche in neuerer Zeit von Röhmann und Werther angestellt worden sind, ist die Menge der Milchsäure im ruhenden und tetanisirten Muskel gemessen worden, und es hat sich bestätigt, dass ihre Menge im tetanisirten Muskel beträchtlich grösser ist als im ruhenden.

Heidenhain hat ferner gefunden, dass der Säuregehalt der Muskeln mit der Arbeitsleistung derselben zunimmt. Nachdem die Muskeln eine grössere oder kleinere Arbeit verrichtet hatten, wurden sie in neutraler Lakmuslösung zerquetscht; die abfiltrirte Lösung wurde alsdann mit Natronlösung titrirt, um den Säuregrad zu bestimmen. Es geht daraus hervor, dass die Bildung der Milchsäure zur Erzeugung der Muskelarbeit beiträgt.

Ein zweites Product des Muskelstoffwechsels ist die Kohlensäure. Dieses Gas wird, wie wir wissen, von allen lebenden Geweben beständig in grösserer oder geringerer Menge producirt. Auch der ruhende Muskel erzeugt viel CO_2, welche im lebenden Körper an das circulirende Blut abgegeben wird (s. S. 147). Es ist von Valentin und Georg v. Liebig nachgewiesen und später von Hermann bestätigt worden, dass auch der frische, vom Körper isolirte Muskel noch fortfährt, CO_2 zu bilden, und diese an einen umgebenden Luftraum abscheidet. Es ist ferner durch diese Untersuchungen ermittelt worden, dass der gereizte thätige Muskel mehr CO_2 in derselben Zeit abgiebt, als der ruhende Muskel. Es findet daher bei der Muskelthätigkeit eine Mehrproduction von CO_2 in den Muskeln statt. Dies stimmt auch mit schon bekannten Erfahrungen über den Gesammtstoffwechsel des Körpers wohl überein; denn wir wissen, dass während einer stattfindenden Muskelthätigkeit, beim Gehen, Laufen oder Arbeiten irgend welcher Art, eine viel grössere Menge von CO_2 durch die Ath-

mung ausgeschieden wird, als bei Ruhe des Körpers im gleichen Zeitraume. Dieser Ueberschuss von CO_2 wird in den Muskeln durch Spaltung und Oxydation organischer Substanz erzeugt. Nun wissen wir ferner, dass der Gesammtorganismus während der Muskelthätigkeit auch eine viel grössere Menge von O verbraucht als in der Ruhe, und dass der grösste Theil dieses O in der ausgeathmeten CO_2 wieder erscheint, also zu ihrer Bildung verwendet worden ist (s. S. 156). Daraus folgt schon fast unmittelbar, dass die Muskeln in hohem Grade die Fähigkeit haben, den geathmeten O zu binden, um ihn beim Stoffwechsel zur Oxydation zu verwenden. Es ist ausserdem von Claude Bernard gezeigt worden, dass der thätige Muskel dem Blute mehr O entzieht als der ruhende; denn man sieht, dass das aus dem Muskel abfliessende Venenblut während der Thätigkeit viel dunkler ist, als während der Ruhe, und in der That haben Ludwig und Scelkow in dem Venenblut des thätigen Muskels viel weniger O, aber mehr CO_2 vorgefunden, als in dem des ruhenden Muskels.

Es kann nach unseren jetzigen, von Pflüger begründeten Anschauungen über die Oxydation in den Geweben keinem Zweifel mehr unterliegen, dass dieser Vorgang in den lebenden Zellen oder Fasern stattfindet, nicht etwa im Blute oder in den Säften der Gewebe. Es kann dagegen nicht eingewendet werden, dass man aus dem Muskelgewebe keinen freien O durch das Vacuum gewinnen kann, wie die Versuche von Hermann ergeben haben (s. S. 147). Denn der O wird in der lebenden Substanz sofort chemisch gebunden und verursacht durch seine starke Affinität beim Stoffwechsel den Spaltungs- und Oxydationsprocess, sowohl in der Ruhe, wie bei der Thätigkeit des Muskels. Man kann sich daher vorstellen, dass das O-haltige Molekül der lebenden Muskelsubstanz sich in einem so labilen Gleichgewichte seiner chemischen Affinitäten befindet, dass es durch jeden einwirkenden Reiz in einen stabileren Gleichgewichtszustand geräth, wobei die O-Atome in festere Verbindungen übergehen.

Die CO_2-Menge, welche der thätige Muskel liefert, ist von Hermann mit derjenigen verglichen worden, welche man aus dem starren Muskel erhalten kann. Er gelangt zu dem Resultate, dass sich die CO_2 der Starre und des Tetanus aus demselben Brennmaterial bildet, von welchem der Muskel eine begrenzte Menge vorräthig enthält. Wenn eine gewisse Menge von CO_2 durch Tetanus in dem Muskel gebildet worden ist, so ist eine entsprechende Menge dieses Brennmaterials verzehrt, und wenn man nun diesen Muskel starr werden lässt, so erzeugt er weniger CO_2 als ein frischer Muskel bei eintretender Starre und zwar nur soviel, als durch den übrig gebliebenen Rest von Brennmaterial entstehen kann. Nennen wir die durch Starre des frischen ruhenden Muskels erzeugte CO_2-Menge S, die durch einen Tetanus gebildete Menge t, und die durch nachfolgende Starre gebildete CO_2-Menge s, so würde demnach $S = t + s$ sein. Wenn man die Muskeln bis zum Tode tetanisirt, so bilden sie ebenso viel CO_2 wie beim Starrwerden in frischem Zustande.

Es ist von J. Ranke festgestellt worden, dass drittens der Wassergehalt des Muskels im Tetanus zunimmt. Es soll aber diese Zunahme des Wassers nicht auf chemischen Processen im Muskel, sondern auf Resorption aus dem Blute beruhen. Da sich ohne Zweifel im Körper

beim Stoffwechsel durch Oxydation auch Wasser bildet und dies wohl vornehmlich in den Muskeln geschieht, so bliebe es weiteren Untersuchungen vorbehalten, ob sich im Tetanus nicht eine gesteigerte Wasserbildung in ausgeschnittenen Muskeln unter geeigneten Cautelen nachweisen liesse.

Es kommt nun ferner darauf an, diejenigen Stoffe des Muskels zu ermitteln, welche beim Thätigkeitsstoffwechsel gespalten und oxydirt werden. Es lag ursprünglich sehr nahe zu glauben, dass die Quelle der Muskelkraft in den Eiweisskörpern des Muskels enthalten sein müsse. Diese Ansicht vertrat auch besonders J. v. Liebig, von der Erfahrung ausgehend, dass der Muskel vornehmlich aus Eiweissstoffen zusammengesetzt ist, und dass eine Ernährung mit eiweissreicher Nahrung die Leistung der Muskeln erhöht, mit eiweissarmer Nahrung herabsetzt. Dass im Muskel beständig während der Ruhe wie in der Thätigkeit viel Eiweiss zersetzt wird, unterliegt auch nach den Kenntnissen vom Stoffwechsel keinem Zweifel. Aber es liegt hier die Frage zur Entscheidung vor, ob im Muskel während der Thätigkeit eine grössere Menge von Eiweiss verbraucht wird, als in der Ruhe; d. h. ob das Brennmaterial des Muskels, welches die mechanische Arbeit erzeugt, aus Eiweiss besteht.

Wenn in dem Muskel bei der Thätigkeit mehr Eiweiss zersetzt wird, als in der Ruhe, so müsste man in dem thätigen Muskel auch mehr N-haltige Zersetzungsproducte vorfinden, als im ausgeruhten. Aeltere Untersucher wollten auch in den Muskeln gejagter Thiere mehr Kreatin gefunden haben als gewöhnlich, indessen haben genauere Untersuchungen diese Angaben nicht bestätigt. Nawrocki und Sarokin haben aus tetanisirten Muskeln nicht mehr Kreatin darstellen können, als aus ruhenden Muskeln. Ueberhaupt ist bis jetzt eine grössere Menge N-haltiger Extraktivstoffe im tetanisirten Muskel gegenüber dem ruhenden nicht vorgefunden worden. Diese Thatsache spricht schon dagegen, dass der Eiweissstoffwechsel im thätigen Muskel merklich erhöht ist.

Man hat aber diese Frage noch auf anderem Wege zu entscheiden gesucht, indem man den Eiweissverbrauch des Gesammtorganismus im thätigen und ruhenden Zustande der Messung unterwarf. Man kann diesen Verbrauch bestimmen durch die Messung der im Harn ausgeschiedenen N-haltigen Zersetzungsproducte des Eiweisses und der eiweissähnlichen Körper (s. S. 293), insbesondere durch die Menge des darin enthaltenen Harnstoffs. Bischoff und Voit versetzten Thiere oder Menschen durch eine gleichmässige normale Ernährung in den Zustand des N-Gleichgewichtes, wobei täglich in der Nahrung gerade so viel N aufgenommen, als im Harn ausgeschieden wird. Lässt man nun dieselben eine gewisse angemessene Muskelarbeit leisten, so findet man, dass an Arbeitstagen keine grössere Harnstoffmenge im Harn erscheint als an Ruhetagen. Dieses Resultat ist auch in späteren genaueren Versuchen, in denen der N-Gehalt des Harnes gemessen wurde, bestätigt worden. Eine geringe Vermehrung von Harnstoff an Arbeitstagen bei sehr starker Arbeitsleistung ist nicht selten gefunden worden: aber dieselbe ist nur unbedeutend. Ein Hund producirte an drei Ruhetagen 110 g Harnstoff, an drei Arbeitstagen, an welchen er im Tretrade 150000 kgm Arbeit leistete, 117 g Harn-

stoff. Es ist eingewendet worden, dass bei der Muskelarbeit mehr N durch den Schweiss nach Aussen abgegeben werde; indessen sind die Quantitäten so gering, dass sie nicht wesentlich in Betracht kommen können. Eine N-Ausscheidung auf anderem Wege, etwa durch die Athmung, ist nicht erwiesen (s. S. 295). Aus diesen Untersuchungen muss demnach gefolgert werden, dass der Muskel während der Thätigkeit nicht mehr Eiweiss verbraucht als während der Ruhe.

Es ist ferner gezeigt worden, dass das während einer starken Muskelleistung im Körper verbrannte Eiweiss nicht ausreicht, um dieselbe hervorzubringen. Fick und Wislicenus führten eine messbare Muskelarbeit aus, indem sie das Faulhorn in der Schweiz bestiegen und die während dieser Zeit und noch wenige Stunden nachher ausgeschiedene Harnstoffmenge maassen. Aus der erhaltenen Harnstoffmenge berechneten sie die verbrauchte Eiweissmenge und aus dieser die durch ihre Verbrennung erzeugte Wärmemenge, welche wieder in mechanische Arbeit umgerechnet werden konnte. Das Körpergewicht eines Beobachters betrug 66 kg, die Berghöhe beträgt 1956 m, die geleistete mechanische Arbeit war also 129096 Kilogrammmeter. Aus der gemessenen Harnstoffmenge wurde berechnet, dass 37,17 g Eiweiss im Körper verbraucht waren, und dies ergiebt, die Verbrennungswärme von 1 g Eiweiss zu 6730 Calorien*) angenommen, 250000 Calorien. Diese entsprechen aber nur 106250 Kilogrammmeter, also kann die Verbrennung des Eiweiss allein die Muskelarbeit nicht hervorgebracht haben. Dazu kommt der Umstand, dass ausser der Hebung des Körpergewichts noch viele andere Muskelleistungen während der Zeit des Besteigens stattgefunden haben, insbesondere die Thätigkeit der Athemmuskeln und des Herzmuskels.

Aus Alledem geht hervor, dass bei der Muskelcontraktion nur ein Mehrverbrauch von N-losen Substanzen stattfindet, und es handelt sich um die wichtige Frage, welche von diesen Substanzen hauptsächlich als Brennmaterial für die Erzeugung mechanischer Arbeit und Wärme anzusehen ist. Es liegt am nächsten, an die Kohlehydrate zu denken. In der That ist von O. Nasse und ebenso von Weiss gefunden worden, dass im thätigen Muskel weniger Glycogen enthalten ist, als im ruhenden. Nach den Untersuchungen von Nasse verwandelt sich durch den Tetanus ein Theil des Glycogens in Zucker; aber die Summe von Zucker und Glycogen ist im tetanisirten Muskel geringer als im ausgeruhten. Es wird also ein Theil der Kohlehydrate bei der Thätigkeit verzehrt. Ob aber die im Muskel enthaltenen Kohlehydrate allein hinreichen, um die Muskelarbeit zu decken und die Menge der gefundenen Milchsäure und CO_2 zu erzeugen, ist fraglich. Doch muss man bedenken, dass den Muskeln während des Lebens wahrscheinlich beständig Glycogen von der Leber geliefert wird (s. S. 227) und dass daher der Vorrath an Glycogen in den Muskeln nicht gross zu sein braucht. Dafür, dass das Glycogen vornehmlich in den Muskeln bei der Thätigkeit verzehrt wird, spricht auch die Thatsache, dass das Glycogen in der Leber durch starken Tetanus sehr schnell schwindet (s. S. 231). Ausser den Kohle-

*) Nach Frankland nur 4998 (s. S. 301).

hydraten könnte man noch die Fette als Brennmaterial zur Erzeugung von Mukelarbeit ansehen.

Man hat sich nunmehr die Frage vorzulegen, welche Rolle den Eiweisskörpern des Muskels bei der Ausübung seiner Funktion zuzuschreiben sei. Da der Muskel vornehmlich aus Eiweissstoffen aufgebaut ist, so muss man doch voraussetzen, dass diese Stoffe an den inneren Vorgängen einen wesentlichen Antheil nehmen. Es ist von Fick folgendes Bild von dem Verhältniss der Eiweissstoffe zu dem Brennmaterial der Muskelarbeit gegeben worden. Er vergleicht zu diesem Zwecke den Muskel mit der Dampfmaschine und setzt die aus Eiweiss bestehenden Bestandtheile des Muskels den metallenen Maschinentheilen analog, das N-lose Brennmaterial des Muskels dagegen der in der Maschine verbrannten Kohle. Ebensowenig wie das Metall in der Maschine verbraucht wird, ebensowenig werden die aus Eiweiss zusammengesetzten Maschinentheile des Muskels durch Arbeit angegriffen. Doch besteht der Unterschied beider Mechanismen darin, dass die Maschinentheile des Muskels einem beständigen Stoffwechsel unterliegen, während die der Dampfmaschine unverändert bleiben und höchstens beim Gange abgenützt werden. Es ist daher anzunehmen, dass jene sich nicht bloss wie Maschinentheile verhalten, sondern dass sie in besonderer Weise auch am chemischen Process theilnehmen.

Eine chemische Theorie des Vorganges ist von M. Traube gegeben worden. Dieselbe nimmt an, dass der Eiweisskörper des lebenden Muskels die Eigenschaft habe, den O auf das N-lose Brennmaterial zu übertragen, aber dabei selbst nicht verbrannt werde. Ohne Gegenwart einer gewissen Menge von Eiweiss kann dieser Vorgang nicht stattfinden, so dass das Eiweiss gewissermaassen die Rolle eines Fermentes spielt.

Diese Vorstellung fällt mit der Pflüger'schen Theorie (s. S. 147) der thierischen Oxydation nahe zusammen. Nach dieser ist der von dem Molekül der lebenden Substanz gebundene intramolekulare O die Ursache des Spaltungs- und Oxydationsprocesses. Wenn man sich daher vorstellt, dass das Eiweissmolekül des Muskels den O bindet, dass dieser bei der Thätigkeit frei wird und N-lose Atomgruppen oxydirt, so würde daraus folgen, dass der Eiweisskörper selbst bei diesem Vorgange nicht verbraucht wird. Vielmehr nimmt er in der Ruhe wiederum neuen O auf, indem sich das Molekül wieder restituirt. Man muss aber hinzufügen, dass auch das Eiweiss einem eigenen Spaltungs- und Oxydationsprocess unterworfen ist, der unabhängig vom Zustande der Ruhe und Thätigkeit abläuft. — Der geringe Mehrverbrauch von Eiweiss, welchen man bei erschöpfender Muskelthätigkeit oder bei ungenügender Ernährung beobachtet hat, lässt sich dadurch erklären, dass das Eiweiss angegriffen wird, wenn es an N-losem Material fehlt. Auch kann in solchem Fall ein Zerfall von Muskelfasern stattfinden, deren Eiweiss alsdann zersetzt wird.

Ernährung des Muskels. Einfluss des Blutstroms. — Zur Ernährung des Muskels ist es erforderlich, dass ihm genügende Mengen von Nährstoffen zugeführt werden und dass auch die Stoffwechselproducte, welche in ihm entstehen, schnell genug aus ihm entfernt werden. Die Ernährung geschieht von Seiten des Blutes. Wenn man daher bei einem warmblütigen Thiere den Blutstrom in den Muskeln

unterbricht, so erlischt die Erregbarkeit derselben ebenso schnell wie nach dem Tode. Von Stenson ist beobachtet worden, dass wenn man bei Säugethieren die Aorta abdominalis unterbindet, sehr schnell eine Lähmung der unteren Extremitäten auftritt, so dass die Thiere dieselben hinter sich herschleppen. Oeffnet man das Gefäss, so stellt sich die Beweglichkeit wieder her, wenn die Unterbindung nicht zu lange gedauert hat. In diesem Falle wird aber die Lähmung der unteren Extremitäten nicht nur durch Sinken der Muskelreizbarkeit, sondern auch durch Blutleere des Lendenmarkes (Schiffer) herbeigeführt, da dieses aus der Aorta versorgt wird. Brown Séquard unterband die Arterien der Extremität an einer tieferen Stelle (die A. iliac. und cruralis) und sah, dass die Reizbarkeit der Muskeln erst nach geraumer Zeit, innerhalb mehrerer Stunden, gänzlich schwindet. Dann tritt allmählig Starre der Muskeln auf. Lässt man den Blutstrom wieder frei, bevor sich die Starre merklich entwickelt hat, so können die Muskeln ihre Erregbarkeit wieder erlangen. Hat sich aber die Starre vollständig entwickelt, so ist eine Restituirung durch den Blutstrom nicht mehr möglich; es tritt dann ein Zerfall der Fasern wie in einem jeden abgestorbenen Gewebe ein. Von Preyer ist allerdings behauptet worden, dass der todtenstarre Froschmuskel durch die Blutcirculation wieder erregbar gemacht werden könne, wenn man ihn zugleich in 10 %iger ClNa-Lösung bade, indem diese die Lösung des geronnenen Myosins herbeiführen solle; es kann aber wohl bezweifelt werden, ob in diesem Versuche wirklich schon alle im Innern gelegenen Fasern des Muskels todtenstarr gewesen sind. Am Warmblütermuskel dürfte der Versuch schwerlich gelingen. Starke Compression der Muskeln, wie bei zu fest angelegten chirurgischen Verbänden, kann in Folge von Anämie eine Starre derselben herbeiführen.

Man beobachtet, dass im lebenden Körper mit der Contraktion der Muskeln eine Beschleunigung des Blutstromes in ihnen verbunden ist. Man hat Anfangs die Ursache derselben für eine rein mechanische gehalten, und in der That findet auch bei rhythmischen Zusammenziehungen durch Druck auf die Venen eine solche mechanische Beförderung des Blutstromes statt (s. S. 87). Aber es ist auch beobachtet worden, dass bei anhaltendem Tetanus eine Beschleunigung des Blutstroms durch Erweiterung der Gefässe herbeigeführt wird. Man deutet diese Erscheinung dahin, dass zugleich eine Erregung gefässerweiternder Nerven stattfindet (s. S. 112). Dies scheint auch bei jeder willkürlichen Muskelthätigkeit der Fall zu sein und hat demnach den offenbaren Nutzen, den Muskeln während der Thätigkeit mehr Nährstoffe zuzuführen. Chauveau constatirte bei Rindern eine erhebliche Beschleunigung des Blutstroms während des Kauens in den Kaumuskeln, was sowohl auf mechanischen wie auf nervösen Ursachen zugleich beruhen kann.

Einfluss des Nervensystems. — Die Ernährung des Muskels ist auch vom Nervensystem abhängig. Nach der Durchschneidung der motorischen Nerven tritt nicht nur eine Degeneration des peripheren Stumpfes ein, sondern es folgt derselben auch eine Degeneration des Muskels. Die Erregbarkeit des Muskels sinkt in den ersten 3—4 Tagen herab; dann sieht man, dass eine Steigerung der Reizbarkeit für constante Ströme und mechanische Reize auftritt (Degenerations-

reaktion [Erb]), während die Reizbarkeit für Inductionsströme beständig abnimmt. Von der 7. Woche ab erlischt die Erregbarkeit allmählig und ist nach 6—7 Monaten ganz geschwunden. Der Muskel atrophirt und erleidet eine Veränderung seiner Struktur, indem die Muskelfasern zerfallen. In den ersten Wochen dieses Vorganges sieht man auch fibrilläre, flimmernde Zuckungen auftreten (Schiff). Dieselben sind als Erregungen zu deuten, welche mit dem Absterben der Muskelsubstanz verknüpft sind; sie bleiben auch bei der Curarisirung bestehen (S. Mayer).

Gebrauch und Nichtgebrauch. — Auch durch Gebrauch und Nichtgebrauch wird die Ernährung der Muskeln in hohem Grade beeinflusst. Die Erfahrung lehrt, dass Muskeln durch Uebung kräftiger werden und zugleich an Umfang zunehmen. Dies kann die Folge einer stärkeren Zufuhr von Nährmaterial sein, und steht wohl im Zusammenhange mit der durch die Thätigkeit beschleunigten Blutcirculation. Es ist wahrscheinlich, dass die Massenzunahme des Muskels auch mit Wachsthumsprocessen verbunden ist, wobei sowohl Muskelfasern als auch andere Gewebselemente neu gebildet werden. Demgegenüber verlieren die Muskeln durch Nichtgebrauch an Kraft und nehmen an Volumen ab. Durch vollständige Ruhe wie bei Verbänden, welche längere Zeit liegen, werden sie atrophisch, ohne dass Degeneration eintritt. Man nennt diesen Zustand „Inactivitätsatrophie“.

Ermüdung und Erholung. — Die Erfahrung lehrt, dass unsere Muskeln durch anhaltende Thätigkeit ermüden, dass sie sich aber in der Ruhe mehr oder weniger schnell wieder erholen. Den Vorgang der Ermüdung und Erholung können wir nicht nur an den Muskeln des lebenden Körpers, sondern auch an den isolirten Muskeln beobachten. Bei den Versuchen über die Arbeitsleistung des Muskels ist die Ermüdung von grossem Einfluss auf die Resultate und muss immer in Rücksicht gezogen werden. Ed. Weber beobachtete den Ermüdungsvorgang an einem Muskel, indem er ihn anhaltend tetanisirte und seine Länge maass. Er fand, dass die Hubhöhe erst langsam, dann schneller, dann wieder langsamer abnimmt, bis dieselbe bei völliger Erschöpfung Null geworden ist. Später hat man die Curve der Ermüdung graphisch verzeichnet und hat entsprechend den Weberschen Resultaten beim Tetanus bei mittlerer Belastung eine Tetanuscurve gefunden, die bei eintretender Ermüdung Anfangs langsam, dann immer schneller und endlich wieder langsamer absinkt (Hermann). Man beobachtet an ausgeschnittenen Froschmuskeln unter günstigen Bedingungen auch eine Erholung durch Ruhe. Eine zweite Reizung giebt aber meist eine kürzer dauernde und schneller absinkende Tetanuscurve; bei weiterer Wiederholung der Reizung wird dieselbe immer kürzer und zugleich niedriger. Durch eine periodische Reihe einzelner Zuckungen wird in derselben Zeit keine so starke Ermüdung herbeigeführt wie durch Tetanus. Verbindet man die Zuckungshöhen durch eine Linie, so erscheint sie nahezu geradlinig (Kronecker), doch erklärt sich dies nach Hermann aus der langgestreckten Gestalt der Ermüdungscurve. Der Vorgang der Erholung lässt sich graphisch verzeichnen, indem man nach stattgefundener Ermüdung den Muskel kurz dauernd in Intervallen reizt und seine Hubhöhe aufschreibt. Diese

Curve steigt, wie ich öfter gesehen habe, Anfangs schnell, dann immer langsamer zu einem Maximum an. Doch giebt sie kein vollständiges Bild des Erholungsvorganges, da für die Leistungsfähigkeit des Muskels nicht nur die Hubhöhe, sondern auch die Tetanusdauer maassgebend ist. Diese lässt sich aber nicht messen, ohne dass wieder heftige Ermüdung einträte.

Die Ursache der Ermüdung ist offenbar auf die in dem Muskel stattfindenden chemischen Processe zurückzuführen, die Erholung hingegen kann nur eine Wirkung der stattfindenden Ernährung sein. Darum ermüden auch die Muskeln im lebenden Körper langsamer und erholen sich schneller als die ausgeschnittenen. Man hat zunächst angenommen, dass die Ermüdung nur eine Folge des in dem Muskel stattfindenden Verbrauches an Brennmaterials und des Mangels an O ist und dass bei der in der Ruhepause stattfindenden Restitution ein Ersatz der verbrauchten Stoffe stattfindet. Diese Vorgänge erklären aber nur zum Theil die Erscheinungen der Ermüdung und Erholung. Es ist von Joh. Ranke gezeigt worden, dass die Ermüdung des Muskels auch zugleich durch die Ansammlung von Stoffwechselproducten herbeigeführt wird, welche er die Ermüdungsstoffe genannt hat. Zu diesen Stoffen gehört erstens die Milchsäure. Wenn man eine verdünnte Milchsäurelösung (3—20 Tropfen auf 25 ccm physiologischer Kochsalzlösung) durch die Aorta eines getödteten Frosches in die Blutgefässe der untern Extremitäten einleitet, so tritt sehr bald Unerregbarkeit der Muskeln daselbst ein; wenn man aber die Blutgefässe mit schwach alkalischer verdünnter Kochsalzlösung auswäscht, so stellt sich die Erregbarkeit wieder her. Dieser Vorgang ist dem der Ermüdung und Erholung sehr ähnlich. Wir wissen, dass sich Milchsäure im tetanisirten Muskel anhäuft, und es ist daher wohl zu vermuthen, dass dieselbe durch ihre Einwirkung den Zustand der Ermüdung herbeiführt. In der Ruhepause wird sie durch den alkalischen Gewebssaft und Blutstrom neutralisirt, und irgendwo im Körper zu CO_2 und H_2O verbrannt. Auch die bei der Thätigkeit sich bildende CO_2 wird einen ermüdenden Einfluss ausüben, wenn sie sich im arbeitenden Muskel in grösserer Menge anhäuft. Es mag ausser der Milchsäure und CO_2 noch andere Ermüdungsstoffe geben; Ranke hat gefunden, dass auch der Wasserextrakt todtenstarrer Muskeln eine Ermüdung bewirkt. Auch Lösungen saurer phosphorsaurer Alkalien, welche in diesem Extrakte enthalten sind, haben dieselbe Wirkung. Dagegen haben reine Kreatinlösungen einen solchen Einfluss nicht.

Bei anhaltender Thätigkeit der Muskeln wird eine Ermüdung so lange nicht eintreten, als die Zufuhr von Stoffen mit dem Verbrauch und die Abfuhr der Zersetzungsproducte mit ihrer Bildung gleichen Schritt hält. Bei angemessener Arbeitsgrösse kann daher die Thätigkeit ohne Ermüdung lange Zeit fortgesetzt werden. Grosse Anstrengungen und namentlich tetanische Contraktionen rufen schnelle Ermüdung hervor. In solchem Falle wirkt vermuthlich die Anhäufung der Zersetzungsproducte in stärkerem Grade ermüdend als der Mangel an Brennmaterial.

Das Gefühl der Ermüdung ist eine aus der Erfahrung bekannte Empfindung eigener Art, welche wir in die Muskeln und die an-

grenzenden Theile, Sehnen, Knochen, Gelenke, verlegen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass es durch sensible Nervenfasern der Muskeln, Sehnen u. s. w. vermittelt wird. Da solche sensible Nervenfasern (s. 12. Cap. A. 1.) nachgewiesen sind, denen wohl noch andere Funktionen zukommen, so könnte man sich denken, dass sie an ihren Enden theils chemisch durch Ermüdungsstoffe, theils mechanisch gereizt würden.

4. Die thermischen Vorgänge im Muskel.

Dass sich die Temperatur des Körpers durch kräftige und andauernde Muskelbewegung erhöht, ist eine alte Erfahrung. Man hat gefunden, dass diese Erhöhung beim Gehen und Laufen mehrere Zehntelgrad Celsius betragen kann. Beim pathologischen Tetanus kann die Temperaturzunahme noch grösser sein (s. S. 307).

Methoden der Wärmemessung. — Dass bei der Muskelbewegung in dem Muskel selbst eine Wärmebildung stattfindet, ist zuerst von Helmholtz nachgewiesen worden und zwar mit Hilfe von thermoelektrischen Säulen. Es wurden die Löthstellen einer Säule von Eisen- und Neusilberdrähten in die beiden Schenkel eines Frosches eingesenkt. Bei der Reizung des Plexus sacralis einer Seite zeigte sich auf dieser eine Temperaturerhöhung durch den Tetanus der Muskeln von etwa 0,15 ° C. An Säugethieren ist der Versuch weniger sicher, weil die wechselnde höhere Temperatur der Organe zu Täuschungen Veranlassung giebt und die Beobachtung erschwert, doch ist auch hier die Temperaturerhöhung der Muskeln beim Tetanus unzweifelhaft (Béclard).

Heidenhain gelang es mit einer sehr empfindlichen Thermosäule aus Wismuth und Antimon die Temperaturerhöhung bei einer einzelnen Zuckung zu messen. Dieselbe beträgt im Froschmuskel nur 0,001—0,005 ° C.

Wärme und Arbeit des Muskels. — Von Heidenhain wurde untersucht, in welcher Beziehung die Wärmebildung des Muskels zu seiner Arbeitsleitung steht, indem er zugleich die Zuckungen aufschrieb. Er constatirte, dass die Wärmebildung wie die Zuckung mit der Stärke des Reizes zu einem Maximum ansteigt; ebenso nimmt sie cet. par. mit wachsender Belastung wie die mechanische Arbeit bis zu einem Maximum zu, von welchem ab sie mit weiterer Belastung wieder abnimmt; doch tritt das Wärmemaximum früher ein als das Arbeitsmaximum (s. S. 327). Die stärkste Erwärmung des Muskels erfolgt, wenn man denselben bei mässiger Dehnung an seinen beiden Enden fixirt, so dass er sich nicht verkürzen kann. Ferner hat Heidenhain noch gefunden, dass unter der Bedingung der Ueberlastung (s. S. 328) mit der Zunahme derselben bis zur völligen Verhinderung der Contraktion die Erwärmung wächst.

Die thermischen Vorgänge im Muskel müssen nach dem Gesetze von der Erhaltung der Kraft unter folgenden Gesichtspunkten betrachtet werden. Die beobachtete Wärme entsteht durch die im Muskel stattfindenden chemischen Processe. Ein Theil der chemischen Spannkräfte wird bei der Contraktion in mechanische Arbeit verwandelt, ein Theil geht direct in Wärme über. Es verhält sich dies

gerade so wie in der Dampfmaschine, in welcher neben der mechanischen Arbeit eine grosse Menge von Wärme gebildet wird. Nun kann aber die vom Muskel geleistete mechanische Arbeit auch im Muskel selbst in Wärme verwandelt werden, und dies ist immer der Fall, wenn der zuckende Muskel durch das gehobene Gewicht wieder auf seine Ruhelänge gedehnt wird. Fällt ein gehobenes Gewicht auf den Boden auf, so entsteht bekanntlich beim Stoss eine Wärmemenge, welche dem Product von Höhe mal Gewicht, $p \cdot h$, äquivalent ist. Ist α die Constante des mechanischen Wärmeäquivalentes (s. S. 15), so ist die entstandene Wärmemenge $w = \frac{p \cdot h}{\alpha}$. Wenn nun der erschlaffende Muskel durch das gehobene Gewicht wieder gedehnt wird, und dieses nicht auf eine feste Unterlage auffällt, so muss die Stosswärme in diesem Falle in dem Muskel selbst entstehen. Wir haben daher bei einer einfachen „Belastungszuckung“ zwei Antheile von Wärme zu unterscheiden. Der eine Antheil ist die in Wärme umgesetzte mechanische Arbeit des Muskels w_a, der zweite Antheil ist die ausserdem durch innere Processe entstandene Wärme w_i. Die Gesammtwärme $W = w_a + w_i$ muss daher immer grösser sein als diejenige, welche der geleisteten mechanischen Arbeit äquivalent ist, denn $\frac{p \cdot h}{\alpha}$ ist in diesem Falle $= w_a$. Beide Antheile entstehen aus den bei der Contraktion stattfindenden chemischen Processen. Die Menge der chemischen Spannkräfte, welche in diesem Falle in lebendige Kraft verwandelt werden, wird daher durch die Gesammtwärme W gemessen.

Dass sich die Vorgänge im Muskel in dieser Weise dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft unterordnen, ist durch folgenden Versuch von Fick bewiesen worden. Wenn wir es verhindern, dass das gehobene Gewicht von seiner Höhe wieder herabfällt, so dass der Muskel auf der Höhe seiner Contraktion entlastet wird, so wandelt sich die geleistete mechanische Arbeit nicht in Wärme um, und der Muskel müsste sich dann um den entsprechenden Antheil w_a weniger erwärmen als im ersteren Falle. Man muss aber, nachdem der Muskel erschlafft ist, ihn mit dem gehobenen Gewicht wieder belasten, damit er denselben Zustand der Dehnung annimmt, den er vor der Zuckung gehabt hat. Eine solche Zuckung heisst eine „Entlastungszuckung“. Bei der Belastungszuckung geht die geleistete Arbeit wieder als Wärme verloren, bei der Entlastungszuckung wird sie als Spannkraft (potentielle Energie) angesammelt.

Zur Ausführung des Versuches construirte Fick den „Arbeitssammler“ (Fig. 92). Derselbe besteht aus einer Scheibe M, welche um eine horizontale Axe drehbar ist; an derselben Axe befindet sich eine Rolle, um welche eine Schnur geschlungen ist, welche eine Waagschale mit Gewichten trägt. Um dieselbe Axe ist ferner, aber unabhängig von der Scheibe und Rolle, ein zweiarmiger Hebel RR beweglich, an dessen einer Seite der Muskel nach oben zieht, wie Figur zeigt; damit nun die Scheibe bei der Zuckung mitbewegt wird, ist in R drehbar eine Klemmsperrung H^1 angebracht, welche mit einem Plättchen dem Rande der Scheibe anliegt und dieselbe durch Klemmung in der Richtung des Pfeiles mitnimmt. Eine zweite Klemmsperrung H^2 befindet sich auf dem Grundbrett des Apparates drehbar

angebracht. Ist sie abgehoben, dann dreht sich die Scheibe bei der Erschlaffung des Muskels wieder zurück; wir führen dann einen Belastungsversuch aus. Liegt sie aber der Scheibe an, so kann diese sich in Folge der Klemmung nicht zurückbewegen, und das aufgewundene Gewicht bleibt gehoben; wir führen dann einen Entlastungsversuch aus. Bei der Anstellung des Versuches belastet man erst den Muskel durch Abheben von H^1 und legt dann H^1 an; nach der Zuckung muss man H^1 wieder abheben, damit der ruhende Muskel durch das anfängliche Gewicht gedehnt wird. Der Hebelarm RR muss auf der Muskelseite etwas schwerer sein, damit er auf dieser mit der Klemmsperrung H^1 nach der Zuckung herabsinkt.

Vergleicht man nun in beiden Fällen die Temperaturerhöhungen im Muskel, so findet man, dass beim Entlastungsversuch erheblich

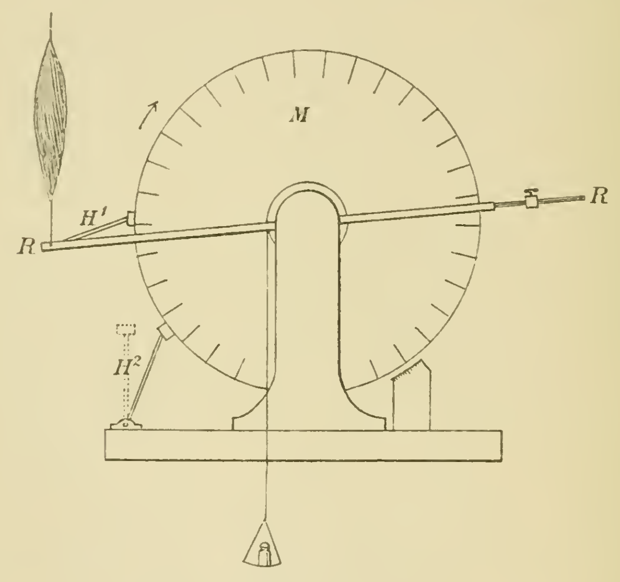


Fig. 92. Arbeitssammler von Fick.

weniger Wärme gebildet wird als beim Belastungsversuch. Fick hat aus seinen Messungen auch berechnet, wie viel von der Gesammtwärme der chemischen Processe als mechanische Arbeit im Muskel auftreten kann. Von der Verbrennungswärme der Kohle kann in der Dampfmaschine nur ein gewisser Procentsatz in mechanische Arbeit verwandelt werden, in der vollkommensten etwa 10 %. Im Muskel hingegen kann die Arbeitswärme unter günstigen Umständen im Maximum sogar 29 % der Gesammtwärme betragen, so dass der Molekularmechanismus des Muskels viel vollkommener eingerichtet ist, als die Dampfmaschine.

Aeussere und innere Arbeit des Muskels. — Ein grosser Theil der chemischen Spannkräfte wird somit nicht in äussere mechanische Arbeit, sondern in innere Arbeit umgesetzt, welche als Wärme zum Vorschein kommt. Wie viel von der ausgelösten Spannkraft in innere Arbeit, wie viel in äussere Arbeit umgesetzt wird, wie viel von der äusseren Arbeit sich innerhalb des Muskels in Wärme ver-

wandelt, hängt ganz von den Bedingungen ab, unter welchen der Muskel sich contrahirt. Ist der Muskel an seinen Endpunkten fixirt, so erzeugt er bei der Reizung nur innere Arbeit, es entsteht in ihm Spannung und eine ihr entsprechende Menge von Wärme. In diesem Falle tritt ein Maximum der Spannung und daher auch ein Maximum der Wärmebildung ein. Die gemessene Wärme ist der Menge der ausgelösten Spannkräfte proportional, ebenso wie bei einem Belastungsversuch. Lassen wir den Muskel unter der Bedingung der Ueberlastung zucken, so kommt nicht die ganze Arbeitswärme im Muskel zur Erscheinung, sondern ein Theil derselben entsteht beim Auffallen des Gewichtes auf die Unterlage. Wenn wir z. B. hämmern, so entspringt die Stosswärme des Schlages aus den chemischen Processen in den Muskeln, welche den Hammer bewegen; aber dieser Antheil Wärme kommt nicht in den Muskeln zum Vorschein. Wenn wir bergsteigen, so sammeln wir mechanische Arbeit als potentielle Energie durch die Hebung des Körpergewichtes an; die Muskeln arbeiten mit Entlastung und die chemische Spannkraft derselben, welche hierzu verwendet wird, geht nicht in Wärme über. Die Erwärmung der Muskeln beim Bergaufsteigen rührt vornehmlich von der inneren Arbeit her. Wenn wir dagegen bergabsteigen, so werden bei jedem Schritt die contrahirten Muskeln durch das Körpergewicht gedehnt, und es entsteht in ihnen neben einem Wärmeantheil aus chemischen Processen noch eine Wärmemenge, die nur durch diese Dehnung erzeugt wird; dieselbe rührt aus der rückgängig gemachten mechanischen Arbeit her. Beim Bergaufsteigen sind die chemischen Processe in den Muskeln lebhafter, denn sie haben innere und äussere Arbeit zu leisten, beim Bergabsteigen sind sie nicht so lebhaft, denn die Muskeln haben nur innere Arbeit zu leisten. Beim Bergaufsteigen bedürfen wir daher auch einer grösseren Menge von O, was sich durch die frequentere Athmung kund giebt, beim Bergabsteigen athmen wir nicht so schnell, aber die Muskeln erwärmen sich dabei auch ganz erheblich. Wenn wir ferner beim Springen wieder auf den Boden gelangen, von dem wir abgesprungen sind, so hat sich die geleistete mechanische Arbeit in Wärme verwandelt; diese entsteht zum Theil in den gedehnten Muskeln, zum Theil in den dem Stoss ausgesetzten Körpern.

Während eines gleichmässigen Tetanus wird keine äussere, mechanische Arbeit geleistet, es entsteht daher nur Wärme durch innere Arbeit, welche von den chemischen Processen herrührt. Dehnt sich der Muskel am Ende des Tetanus wieder auf seine vorherige Länge unter gleichbleibender Belastung oder Spannung aus, so ist die entstandene Wärmemenge das Maass für die Menge der ausgelösten chemischen Spannkräfte.

Die Untersuchung der thermischen Vorgänge im Muskel ist demnach, wie man sieht, ein sehr wichtiges Hilfsmittel, um die Verwandlung der Kräfte in demselben zu verfolgen. Es ist eine Aufgabe der Zukunft, gleichzeitig an einem Muskel die thermischen, mechanischen, chemischen und elektrischen Vorgänge zu messen, um ihre Beziehungen zu ermitteln. Bei der Untersuchung der thermischen Vorgänge ist zu beachten, dass der ruhende Muskel sich durch Dehnung erwärmt und sich bei der elastischen Zusammenziehung wieder abkühlt; dies ist auch beim Kautschuk der Fall, während es sich bei Metallen umgekehrt ver-

hält, weil diese bei der Dehnung an Volumen zunehmen. Auch beim plötzlichen Eintreten der Todtenstarre ist eine deutliche Temperaturerhöhung beobachtet worden (Schiffer, Fick). Dieselbe erklärt sich aus den hierbei stattfindenden chemischen Processen, welche wie beim Tetanus in Spaltungen und Oxydationen bestehen, also Wärme erzeugen müssen. Man hat an Leichen von Tetanuskranken oft eine sog. postmortale Temperatursteigerung vorgefunden; dieselbe ist auf die nach dem Tode sehr schnell eintretende Muskelstarre zurückzuführen (s. S. 309).

5. Die Funktion der glatten Muskelfasern und der Herzfasern.

Bau derselben. — Die glatten Muskelfasern kommen hauptsächlich in den inneren Organen, den Eingeweiden, vor, wesshalb man sie auch früher die organischen Fasern nannte, während man die quergestreiften als animalische bezeichnete; sie bilden die Muscularis des Darmcanals, der Gefässe, der Bronchien, der Eileiter, des Uterus, der Ureteren, der Harnblase, des Vas deferens und der Samenbläschen u. s. w. Im Oesophagus geht die quergestreifte Muskulatur allmählig in die glatte über, der Sphincter ani internus besteht aus glatten, der externus aus quergestreiften Fasern. Wir finden sie ferner in den inneren Muskeln des Augapfels, dem Sphincter und Dilatator pupillae und dem Ciliarmuskel. Die Arrectores pili der Haut bestehen ebenfalls aus glatten Fasern. Sie kommen schliesslich zerstreut in vielen inneren Organen und deren Geweben vor, wie in der Milz, in den Schleimhäuten, in den Zotten des Darmes u. s. w.

Die glatten Muskelfasern sind schmale, spindelförmige, langgestreckte Zellen mit länglichem Kern. Der contraktile Inhalt besitzt ein homogenes Aussehen. Bei wirbellosen Thieren kommen Andeutungen von Querstreifen vor und es scheinen hier Uebergangsformen zur quergestreiften Faser zu existiren, wie z. B. in den Schliessmuskeln der Muscheln (Margo). Die quergestreiften Faserzellen des Herzmuskels scheinen in ihrer Entwicklung zwischen glatter und quergestreifter Faser der Skelettmuskeln zu stehen (s. S. 50 u. 93).

Die Contraktion der glatten Muskelfasern kann nicht durch den Willen hervorgerufen werden; daraus geht hervor, dass ihre Nerven nicht mit dem Theil des Gehirns in leitender Verbindung stehen, in welchem die sog. willkürlichen motorischen Erregungen entstehen. Ihre motorischen Nerven stammen vornehmlich aus dem Gebiete des N. sympathicus und vagus, kommen aber auch in anderen Nerven vor, denen sie oft durch den Sympathicus beigemischt werden.

Die Nervenfasern der glatten Muskulatur bilden reichliche Geflechte; sie sollen in den Kernen der Muskelfaser enden oder liegen nach Anderen derselben nur auf. In dem Nervenfasergeflecht sind meistentheils eine grössere oder geringere Anzahl von Ganglienzellen eingestreut.

Contraktion. — Die Thätigkeit der glatten Muskelfasern ist hauptsächlich an den röhrenförmigen Organen, dem Darmcanal, dem Ureter u. s. w. untersucht worden. Die an diesen Organen beobachtete peristaltische Contraktion geschieht durch Zusammenziehung der

circulär angeordneten Muskelfasern, welche eine Verengerung oder Abschnürung des Rohres bewirkt und sich in der einen oder anderen Richtung fortpflanzt. Man hat ferner an den Sphincteren und an den Blutgefässen Beobachtungen über das Verhalten der glatten Muskulatur angestellt. Der Untersuchung stellen sich aber desshalb grosse Schwierigkeiten entgegen, weil in den meisten Organen ausser glatten Muskelfasern auch Ganglienzellen enthalten sind, deren Einfluss die Erregungsvorgänge ausserordentlich complicirt. Engelmann giebt an, dass in dem mittleren Abschnitt des Ureter keine Ganglienzellen vorhanden seien und hat daher an diesem Object Versuche angestellt. Wir besitzen auch kein sicheres Mittel, um die Nervenfasern der glatten Muskulatur zu lähmen, wie die der quergestreiften durch Curare. Nur in einigen Fällen, z. B. beim Sphincter pupillae, wirkt das Atropin lähmend auf die motorischen Nervenenden des N. oculomot. (s. 11. Cap. C.).

Die Contraktion der glatten Muskelfaser geht in allen Stadien sehr viel langsamer und träger vor sich als die der quergestreiften. Diese Verschiedenheit hat man zuerst an den peristaltischen Bewegungen des Darmcanals wahrgenommen und dann auch an anderen röhrenförmigen inneren Organen. Die glatten Fasern reagiren sowohl gegen den mechanischen, den elektrischen, den chemischen wie auch gegen den thermischen Reiz. Quetscht oder drückt man eine Stelle des Darmcanals am eben getödteten Thiere, so entsteht an derselben eine Abschnürung, welche eine Zeitlang andauert und sich langsam nach der einen oder anderen Richtung hin fortpflanzt, während sich jede contrahirte Stelle allmählig wieder ausdehnt. Dasselbe sieht man, wenn man die Elektroden der secundären Spirale eines Inductionsapparates nur kurze Zeit aufgesetzt hat. Sehr kurz dauernde Reize, selbst wenn sie sehr stark sind, bringen nur geringe Wirkungen hervor, wie z. B. ein einzelner Inductionsschlag; man muss vielmehr eine Reihe von Schlägen einwirken lassen, um eine merkliche Zusammenziehung herbeizuführen. Daraus geht hervor, dass sich die Reize in den glatten Fasern in hohem Grade summiren, bevor sie stärkere Zusammenziehungen verursachen. So erklärt sich wohl auch die kräftige Wirkung des mechanischen Reizes, der immer ein länger dauernder ist als der einfache elektrische. Auch chemische Reize, starke Säuren, Alkalien, Salzlösungen und andere erzeugen heftige Zusammenziehungen. Diese sind demnach als tetanische Contraktionen zu betrachten; eine einfache Zuckungscurve hat man von glatten Fasern noch nicht erhalten.

Ganz besonders empfindlich erweisen sich die glatten Muskelfasern gegen thermische Reizung. Im Allgemeinen sieht man, dass durch die Einwirkung der Kälte heftige Zusammenziehungen hervorgerufen werden, durch die Einwirkung der Wärme hingegen Erschlaffungen. Doch erleidet diese Regel mannigfache Aenderungen je nach der Beschaffenheit des Organs. Es kommen hierbei, wie auch bei anderweitiger Reizung, die Reaktionen der nervösen Elemente wesentlich in Betracht. Innerhalb des lebenden Körpers treten meist Zusammenziehungen auf, wenn man auf den Darm, den Uterus, die Blutgefässe der Haut und anderer Organe mittels einer Eisblase Kälte, hingegen Erschlaffungen, wenn man Wärme einwirken lässt. Diese Vorgänge sind complicirter

Art und beruhen nicht allein auf lokalen, sondern auch z. Th. auf reflectorischen Einflüssen (s. S. 110). Auch an den ausgeschnittenen Organen und glatten Muskeln hat man Reizungen thermischer Natur beobachtet. Grünhagen hat solche Versuche am Sphincter pupillae des Rindes angestellt, dessen Nerven durch Atropin gelähmt waren, und beim Erwärmen von 0° auf 30° C. Verkürzungen, von da ab bis 40° C. Verlängerungen gesehen. An anderen glatten Fasern, an denen des Darms, der Harnblase treten bei allmähliger Erwärmung nur Erschlaffungen auf. Sehr schnelle Abkühlungen wirken als kräftiger Reiz, ebenso wie schnelle Erwärmungen. Bei 45—50° C. tritt unter Absterben der Faser eine Zusammenziehung ein, die wohl als Starreverkürzung anzusehen ist (Morgen). Merkwürdig ist ferner, dass der starre glatte Muskel, der nicht mehr elektrisch reizbar ist, durch Erwärmen sich zusammenzieht und beim Abkühlen wieder ausdehnt (Morgen); diese Erscheinung kommt aber auch allen elastischen Geweben zu.

An sehr vielen glatten Muskeln besteht während des Lebens eine anhaltende Contraktion, welche man mit dem Namen „Tonus" bezeichnet, z. B. an denen der Blutgefässe. Dieser Tonus wird meist durch die Einwirkung der Nervencentren unterhalten; wir müssen daher diesen Gegenstand bei der Funktion dieser Centren im Speciellen behandeln. Der Einfluss, welcher den Tonus hervorruft, ist theils ein automatischer, theils ein reflectorischer; doch beobachten wir oft noch an ausgeschnittenen Organen längere Zeit tonische Zusammenziehungen, z. B. an dem ausgeschnittenen Darm oder Magen. Diese Zusammenziehungen können aber durch die Ganglienzellen der Darmwandung hervorgerufen werden; wenn man die Muscularis isolirt, so dauern sie nur kurze Zeit, es tritt bald Erschlaffung ein und diese wird durch Erwärmung sehr beschleunigt (Morgen).

Auch an dem ausgeschnittenen Schliessmuskel von Muscheln (Anodonta) habe ich einen länger anhaltenden Tonus beobachtet, der erst einer allmähligen Erschlaffung weicht, wenn man denselben belastet in einem Myographen aufhängt.

Der elektrische Reiz wirkt auf glatte Fasern nicht in gleicher Weise ein wie auf quergestreifte. Die kurz dauernden Inductionsströme erregen glatte Fasern nicht so ausgiebig wie Schliessungen und Oeffnungen länger dauernder constanter Ströme. Dies hat Fick an dem Schliessmuskel der Anodonta beobachtet. Biedermann sah, dass die Oeffnungszuckung weit stärker ist als die Schliessungszuckung, so lange der Muskel sich in einem tonischen Contraktionszustande befindet; ist er vollkommen erschlafft, so reagirt er stärker auf Schliessungen. Morgen hat an der isolirten Muscularis des Froschmagens, von dem ein ringförmiges Stück in einem Myographen aufgehängt wurde, nur oder vorzugsweise Oeffnungscontraktionen gesehen, auch wenn der Tonus ganz gewichen war. Bei allen diesen Muskeln ist es schwer, den Einfluss der nervösen Apparate ganz auszuschliessen. Aber auch wenn man die Ganglienzellen der Muscularis des Froschmagens durch Morphium lähmt, bleibt das Ueberwiegen der Oeffnungscontraktionen bestehen.

Fortpflanzung der Contraktion. — Die Fortpflanzung der Contraktion in den glatten Muskeln ist anderer Art als in den quergestreiften. In den letzteren pflanzt sie sich nur innerhalb einer mehr

oder weniger langen Faser fort, in den glatten Muskeln geht sie von einer Faser auf die benachbarten über. Wie diese Uebertragung geschieht, ist unbekannt. Engelmann hat angenommen, dass sie durch den Contakt der Faserzellen allein zu Stande komme, ohne Vermittlung von Nervenfäden oder Ganglienzellen, ebenso wie an den Muskelfasern des Herzventrikels. Engelmann giebt an, dass in dem mittleren Abschnitte des Ureters vom Kaninchen keine Nervenfäden oder Ganglienzellen enthalten seien; es bleibt indess fraglich, ob sie nicht doch nach neueren Methoden der histologischen Technik gefunden werden würden. Engelmann bestimmte die Fortpflanzung der peristaltischen Contraktion an dem Ureter zu 20—30 mm in der Secunde. Die Latenz der Reizung beträgt bei glatten Muskelfasern etwa ½ Secunde, die Dauer der Contraktion an jeder Stelle nach einem möglichst kurzen Reize etwa 1—3 Minuten. Alle diese Vorgänge gehen dem quergestreiften Muskel gegenüber mit grosser Trägheit vor sich. Die Fortpflanzung der peristaltischen Contraktionen im Darmrohr und anderen ähnlichen röhrenförmigen Organen findet aber ohne Zweifel unter Betheiligung der in ihnen enthaltenen Nervenelemente statt, da sonst die Mechanik derselben nicht erklärbar wäre.

Chemische Eigenschaften. — Was die chemischen Eigenschaften der glatten Muskeln anbetrifft, so sind dieselben wenig untersucht, doch hat Kühne auch aus ihnen Myosin erhalten. Eine Säuerung derselben beim Absterben oder Starrwerden ist nicht mit Bestimmtheit constatirt worden. Am schwangeren Uterus sind bei der Starre Zusammenziehungen beobachtet worden; auch an einem ringförmigen Stück des Froschmagens kann man durch Wärme eine Starre mit geringer Verkürzung nachweisen. Ob bei der Thätigkeit eine Säurebildung in ihnen stattfindet, ist nicht ermittelt.

Elektrische Eigenschaften. — Die glatten Muskeln geben ebenso wie quergestreifte einen elektrischen Strom vom Längsschnitt und künstlichen Querschnitte. Der Längsschnitt ist positiv, der Querschnitt negativ (du Bois-Reymond). Auch tritt bei der Reizung eine negative Schwankung des Stromes ein, welche merklich früher anhebt als die Contraktion. Sie verläuft viel langsamer und dauert länger als die Schwankung der quergestreiften Faser. Wenn man zwei Stellen der Darmoberfläche ableitet, so verhalten sie sich wie symmetrische Längsschnittspunkte, stromlos. Bei der Reizung einer Stelle wird diese negativ gegen die ruhende, und wenn sich die Erregung bis zur anderen fortgepflanzt hat, kehrt sich der Strom um (Czermak).

Nach Anlegung eines künstlichen Querschnitts sinkt die Stromkraft allmählig bis Null ab, ohne dass der ganze Muskel abstirbt (Engelmann), und bei Anlegung eines neuen Schnitts tritt der Strom wieder auf. Dies erklärt sich daraus, dass die Muskeln aus kurzen Faserzellen bestehen, von denen zunächst nur die verletzten absterben. Die unverletzten Stellen aber geben keinen Strom nach Aussen, zumal sie nicht immer regelmässig angeordnet liegen. Da nur die verletzten Zellen den Strom liefern, so hört er auf, wenn diese abgestorben sind. Engelmann unterscheidet hiernach eine „manifeste“ und eine „latente“ Kraft des Stromes.

Die Herzmuskelfasern. — Zu den Muskelfasern, welche in

ihrem Bau und Verhalten zwischen den glatten und den quergestreiften Fasern der Skelettmuskeln stehen, gehören die quergestreiften Fasern des Herzmuskels. Auch dieser ist der willkürlichen Bewegung nicht unterworfen. Er ist aus Faserzellen zusammengesetzt, welche sich mit einander zu Längsfasern und Bündeln verbinden. Jede Zelle besitzt einen Kern und einen quergestreiften Inhalt.

Die Contraktion des Herzmuskels geht viel langsamer vor sich als die der Skelettmuskeln. In dem Ventrikel des Froschherzens unterhalb der atrioventricularen Grenze findet man keine Nervenelemente (s. S. 93) mehr vor. Der Herzmuskel besitzt ein Stadium der latenten Reizung von einigen Zehntelsecunden, die Dauer der Contraktion (Pulsation) beträgt 1—2 Secunden. Die Contraktion kann sich, wie Engelmann gezeigt hat, in dem Muskel nach allen Richtungen hin vom gereizten Punkte aus fortpflanzen, so dass, wenn man Einschnitte in denselben macht, die Fortpflanzung durch jede kleine Brücke hindurch stattfindet. Er ist elektrisch, chemisch und mechanisch gut reizbar (s. S. 93).

Der Herzmuskel zeigt einen elektrischen Strom; die negative Schwankung desselben beginnt früher als die Contraktion. Man kann dies an der secundären Zuckung eines Froschschenkels beobachten, dessen Nerven man über Längsschnitt und Querschnitt eines Herzventrikels legt, indem man den Ventrikel mit einem Nadelstich reizt. Die secundäre Zuckung des Schenkels tritt alsdann schneller ein als die Pulsation (Kölliker). Mit Galvanometer und Rheotom kann man nachweisen, dass der grösste Theil der negativen Schwankung des Herzmuskels im Stadium der Latenz liegt und mehrere Zehntelsecunden dauert (Marchand). Auch am Herzmuskel findet man eine manifeste und latente Kraft des Muskelstroms vor (Engelmann), die sich ebenfalls wie bei der glatten Muskulatur aus dem Absterben der verletzten Faserzellen bis zur nächsten Zellgrenze erklärt.

Die Pulsation der Herzabschnitte ist nicht als eine tetanische Contraktion anzusehen; dafür spricht der zeitliche Verlauf derselben und der der negativen Schwankung; vielmehr ist sie als eine einzelne Zuckung zu betrachten. Anhaltende Reize wie tetanisirende Inductionsströme erzeugen keinen eigentlichen Tetanus des Herzmuskels, sondern rhythmische Zusammenziehungen, die um so schneller werden, je stärker die Reizung ist; nur sehr starke Ströme scheinen einen Tetanus unter flimmernden Pulsationen der einzelnen Muskelfasern hervorzubringen. Auch constante Ströme rufen während ihrer Dauer rhythmische Pulsationen hervor (Eckhard, Heidenhain), ebenso chemische Reizungen, namentlich durch verdünnte Säuren. Die Herzmuskelfaser besitzt daher die Eigenthümlichkeit, bei andauernder Reizung in rhythmische Thätigkeit zu gerathen, was für die Funktion des Herzens von Wichtigkeit ist. Ausserdem hat man beobachtet, dass schon der schwächste, eben wirksame Reiz — eine Berührung, ein schwacher Strom — gleich das Maximum der Contraktion auslöst (Bowditsch). Die Beziehungen dieser Eigenschaften zur Herzthätigkeit sind in einem anderen Capitel (s. S. 93) auseinandergesetzt worden.

B. Die Flimmer- und Protoplasmabewegung.

Die Flimmerbewegung. Vorkommen, Bedeutung. — Die Flimmerbewegung ist eine im Thierreiche und auch bei niederen Pflanzenformen sehr verbreitete Bewegungserscheinung. Sie wird von Flimmerhaaren (Cilien) ausgeführt, mit welchen gewisse Zellen, die Flimmerzellen und einzellige Organismen ausgestattet sind. Bei niederen Organismen dient die Flimmerbewegung zur Lokomotion derselben, so z. B. bei den Infusorien, den Schwärmsporen der Pilze und Algen und einfachen mehrzelligen Organismen. Bei höher entwickelten wirbellosen und Wirbelthieren sind gewisse Epithelzellen der Organe mit Flimmerhaaren versehen, welche die Funktion haben, einen Flüssigkeitsstrom zu unterhalten und kleine darin befindliche Partikelchen oder Secretbestandtheile vorwärts zu bewegen.

Beim Menschen und den höheren Wirbelthieren finden wir Flimmerzellen vor, erstens auf der Schleimhaut der Respirationsorgane, beginnend auf der Regio respiratoria der Nasenschleimhaut und sich durch den Pharynx auf die Schleimhaut des Kehlkopfes, der Trachea und der Bronchien bis in die feinsten Bronchien hinab fortsetzend. Die Richtung der Bewegung geschieht von Innen nach Aussen und hat die Aufgabe, abgesonderten Schleim, sowie mit der Athmung eingedrungene Staubtheilchen, vielleicht auch Keime von Mikroorganismen nach Aussen zu befördern. Auch die Paukenhöhle und die Tuba Eustachii besitzen ein Flimmerepithel, welches nach Aussen schwingt. Wir finden zweitens Flimmerzellen vor auf der Schleimhaut der Eileiter und des Fundus uteri, welche, ebenfalls von Innen nach Aussen peitschend, die Aufgabe zu haben scheinen, das reife Ei vorwärts zu schieben. Wir finden dann ferner Flimmerepithel auf der Schleimhaut der Vasa efferentia des Hodens bis zum Vas deferens vor. Endlich enthalten auch die Hirnhöhlen und der Centralcanal des Rückenmarkes auf ihrer Oberfläche Flimmerzellen, deren Bedeutung unbekannt ist.

Bei vielen wirbellosen Thieren ist auch die Mundöffnung und der ganze Darmcanal mit Flimmercilien versehen, welche die Aufnahme und Bewegung der Nahrung befördern und daher von Aussen nach Innen schlagen. Bei niederen Wirbelthieren, den Amphibien, ist auch die Rachenschleimhaut mit Flimmerepithel bekleidet, deren Cilien von Aussen nach Innen schlagen. Die Rachenschleimhaut des Frosches ist daher ein vielfach zur Untersuchung der Flimmerbewegung gebrauchtes Object. Einen besonderen Nutzen kann diese Flimmerbewegung beim Frosch kaum haben; sie ist wohl nur als ein Rest aus der Entwicklung der Thierreihe zu betrachten, oder mag vielleicht bei den Kaulquappen gewisse Dienste leisten.

Mechanik. — Wenn man eine Falte der Flimmerschleimhaut unter mässiger Vergrösserung vom Rande her betrachtet, so sieht man die flimmernde Bewegung der Cilien wellenförmig ablaufen; man hat dieselbe sehr passend mit dem Wogen eines Kornfeldes verglichen, wenn der Wind darüber hinweht. Kleine Körperchen, welche in der umgebenden Flüssigkeit schwimmen, werden mit derselben in der Richtung der Bewegung fortgetrieben. Bei stärkerer Vergrösserung kann man

die Bewegung der Cilien selbst verfolgen, wenn dieselbe sich verlangsamt hat. Anfangs erfolgt sie mit grosser Schnelligkeit, über 20 bis 30 mal in der Secunde, so dass das Auge eine einzelne Schwingung nicht beobachten kann.

Die Cilien auf den Flimmerschleimhäuten der Wirbelthiere machen bei jeder Schwingung eine Beugung und Streckung; bei der Beugung krümmen und senken sie sich schnell in der Richtung des Schlages, bei der Streckung richten sie sich langsamer wieder auf und gehen über die senkrechte Ruhelage etwas hinaus. Man kann diese Bewegung am besten mit der Beugung und Streckung der Finger in allen Gelenken vergleichen, wobei der Schlag mit der Beugung zusammenfällt. Der Flüssigkeitsstrom erfolgt in der Richtung der Beugung. Man muss sich daher vorstellen, dass die Cilien auf der Beugeseite aus contraktilen Fäden bestehen, die sich in der Längsrichtung verkürzen. Die Wiederaufrichtung und Streckung könnte durch elastische Kräfte besorgt werden.

Bei wirbellosen Thieren und einzelligen Organismen kommen noch andere Formen von Flimmerbewegung vor, bei welchen die Flimmerhaare pendelnde, kegelförmige oder wellen- und peitschenförmige Bewegungen machen. Peitschenförmig sind auch die Bewegungen des Schwanzes der Spermatozoen des Menschen und der Säugethiere. Bei diesen cilienartigen Organen muss man an beiden Seiten contraktile Elemente annehmen.

Die Bewegungen erfolgen unabhängig vom Nervensystem; denn sie dauern nach dem Tode und an isolirten Häuten unter günstigen Bedingungen noch lange Zeit an. Die Ursache der Bewegung geht von dem Zellenleibe selbst aus, von welchem sich die Erregung in die Cilien hinein fortpflanzt. An isolirten Zellen kann man das Flimmern noch einige Zeit wahrnehmen; aber abgerissene oder abgetrennte Flimmerhaare machen keine Bewegungen mehr. Es ist nicht anzunehmen, dass die Bewegungen durch Contraktionen im Protoplasma der Zelle hervorgebracht würden, und dass die darin eingepflanzten Cilien nur passiv bewegt würden, da sie selbst in den meisten Fällen dabei ihre Gestalt ändern.

Die mechanischen Effecte der Flimmerbewegung hat man hauptsächlich an der Rachenschleimhaut der Frösche studirt. Wenn man dieselbe mit ihrer flimmernden Seite auf eine Glasplatte legt, so kriecht sie vermöge der Flimmerbewegung vorwärts; der flimmernde Oesophagus kriecht, auf einen Glasstab geschoben, an demselben in die Höhe. Streut man feines Kohlenpulver auf die Schleimhaut, so wird es nach dem Oesophagusende hintransportirt. Zieht man (Grützner) einen Tuschestrich mit einem feinen Pinsel quer über die Haut, so marschirt er ziemlich schnell in der Richtung nach dem Oesophagus vorwärts. Man kann auch kleine, leichte, an einem feinen Faden angehängte Körperchen (Siegellack- oder Korkkügelchen) sich fortbewegen lassen und ihre Geschwindigkeit messen. Einen sehr hübschen Apparat, die Flimmeruhr oder Flimmermühle, hat Engelmann construirt, um die Lebhaftigkeit der Flimmerbewegung zu beobachten. Er besteht aus einer kleinen, um eine Axe leicht drehbaren Hartgummiwalze, welche mit einer darunter gelagerten Schleimhaut mittels einer feinen Einstellung in leise Berührung gebracht wird. Die Walze wird

dadurch in Rotation versetzt und verräth dieselbe durch einen leichten langen Zeiger, der an der Axe der Walze angebracht ist.

Die Flimmerbewegung kann durch Reizmittel und Einwirkungen verschiedener Art beeinflusst werden. Durch elektrische Ströme wird dieselbe beschleunigt, sowohl durch Inductionsströme wie auch durch Schliessungen constanter Ströme (Kistiakowsky, Engelmann). Von chemischen Reagentien bewirken schwache Lösungen von Natron, kohlensaurem Natron und überhaupt schwach alkalische Flüssigkeiten Beschleunigungen der Bewegung und sind der Erhaltung der Bewegung günstig. Dagegen heben verdünnte Säuren die Flimmerbewegung bald auf (Virchow). Bei der Erwärmung bis zu 40—45° C. beschleunigt sich die Flimmerbewegung, dann tritt bei weiterer Erhöhung der Temperatur ein Absterben der Zellen ein (Engelmann). Bei starker Abkühlung bis 0° und etwas darunter hört die Bewegung auf, stellt sich aber beim Erwärmen wieder her, wenn die Schleimhaut nicht gefroren war. Unter den Gasen wirkt die CO_2 in grösseren Mengen lähmend ein; der O hat im Allgemeinen einen günstigen Einfluss auf die Erhaltung der Bewegung, doch kann dieselbe auch im O-freien Raum längere Zeit vor sich gehen. Gifte, wie Strychnin, Curare, Atropin, Morphium, haben keinen merklichen Einfluss auf die Flimmerbewegung.

Die Bewegung der Flimmerzellen erfolgt nicht überall gleichzeitig, sondern beginnt an einem Ende der Haut und pflanzt sich wellenartig bis zum anderen Ende hin fort. Es ist von Grützner beobachtet worden, dass der Schlag einer jeden Zelle von dem ihrer Vorderzelle abhängig ist. Wenn man eine beschränkte Stelle der Flimmerschleimhaut des Frosches durch einen heissen Stab abtödtet und hinter derselben einen Tuschstrich zieht, so sieht man, dass die Bewegung in der Längsrichtung hinter dieser Stelle verlangsamt ist, während die Bewegung vor der getödteten Stelle bis zu dieser normal geblieben ist. Es scheint demnach, dass der Schlag jeder Zelle als Reiz auf die Hinterzelle einwirkt. Hieraus würde sich der wellenartige Rhythmus der Bewegung, den man an der gesammten Fläche wahrnimmt, wohl erklären.

Die Bewegungen der Geisseln von Spermatozoen sind ähnlicher Natur wie die der Flimmerhaare. Dieselben werden auch durch schwach alkalische Flüssigkeiten wie durch Wärme begünstigt. Daher wirken die Secrete der weiblichen Geschlechtswege auf ihre Bewegungen förderlich ein.

Protoplasmabewegung. — Die primitivsten Bewegungsvorgänge lebender Substanz sind die Protoplasmabewegungen. Dieselben erscheinen als amöboide Bewegungen an contraktilen Zellen und einzelligen Organismen, an den Amöben und Leucocyten. Das Protoplasma sendet nach wechselnden Richtungen hin Fortsätze aus, welche Pseudopodien genannt werden und welche wieder in den Zellenleib eingezogen werden. Es kommen dadurch die mannigfachsten Formveränderungen der amöboiden Zellen zu Stande (s. S. 7, 28).

Die Pseudopodien vermögen feine Partikelchen aus dem umgebenden Medium aufzunehmen und in den Zellenleib hineinzubefördern. Durch Fliessen der ganzen Masse in einer Richtung kann eine Lokomotion des Zellkörpers ausgeführt werden. Das Einziehen der Pseudo-

podien muss als eine Contraktionserscheinung aufgefasst werden. Bei der Reizung amöboider Zellen durch elektrische, mechanische, chemische Reize ziehen sich alle Pseudopodien zusammen, der ganze Körper nimmt Kugelgestalt an (Kühne). Das ganz formlose Protoplasma der Schleimpilze (Myxomyceten) verhält sich nach Kühne gegen Reize ebenso.

Als Ursache der Pseudopodienbildung wird von Einigen (Hofmeister) eine Wechselwirkung zwischen Protoplasma und umgebendem Medium angesehen. G. Quincke hat gezeigt, dass an Oeltropfen in Wasser durch Veränderung der sog. Oberflächenspannung, indem man an einer Seite Sodalösung hinzutreten lässt, eine der amöboiden ähnliche Bewegung auftritt. Verworn hat darauf hin die Hypothese aufgestellt, dass durch Sauerstoffaufnahme in das Protoplasma die Oberflächenspannung desselben vermindert werde, und dass an den Stellen, wo dies geschieht, eine Pseudopodienbildung stattfinde, dass dagegen bei der Reizung der entgegengesetzte Vorgang Platz greife.

Die Brown'sche Molekularbewegung, welche man an feinen, in Flüssigkeit suspendirten Partikelchen beobachtet, ist als rein physikalische Bewegung anzusehen. Sie kommt zuweilen an Körnchen des Protoplasmas zum Vorschein wie in den Speichelkörperchen.

C. Specielle Bewegungslehre.

1. Mechanik des Körpers.

Die specielle Bewegungslehre behandelt die Gleichgewichtsstellungen und die Bewegungen des Körpers und seiner einzelnen Theile. Man würde sie daher als eine „Mechanik des Körpers“ bezeichnen und dieselbe in eine „Statik“ und eine „Dynamik“ eintheilen können, von denen die erstere alle Zustände des Gleichgewichtes, die zweite alle Zustände der Bewegung einbegreifen würde.

Im Speciellen werden in diesem Abschnitt der Physiologie die Funktionen des Skelettes und seiner Muskeln abgehandelt, der Bau der Knochen, der Gelenke, ihre Bewegungen, die Wirkungen der Skelettmuskeln, die Stellungen des Körpers und die Lokomotionsbewegungen desselben. Hingegen finden besondere Bewegungsvorgänge, wie Athembewegung, Herzbewegung, Augenbewegung in den entsprechenden Abschnitten der Physiologie ihren Platz.

a) Knochen und Gelenke.

Funktion der Knochen. — Die Knochen dienen zur Stütze des Körpers und seiner einzelnen Theile und verleihen ihnen die nöthige Festigkeit. Sie sind als relativ feste, unbiegsame Körper zu betrachten. Vermöge ihrer Struktur besitzen sie eine grosse Festigkeit bei möglichst geringer Schwere. Aus diesem Grunde sind die langen Röhrenknochen innen hohl, da eine Röhre von gewisser Wandstärke eine fast ebenso grosse Tragfähigkeit besitzt, wie ein solider Stab. Die Höhle ist entweder mit Markmasse ausgefüllt oder, bei den Vögeln, der grösseren

Leichtigkeit halber, mit Luft. Die äusseren Schichten der Knochen bestehen aus compakter, die inneren dagegen aus der schwammigen Knochensubstanz, welche aus einzelnen Bälkchen zusammengesetzt ist. J. Wolf hat nachgewiesen, dass die Anordnung der Knochenbälkchen durchaus den mechanischen Principien entspricht. Dieselben sind in Curven angeordnet, in deren Richtung der Druck oder Zug am stärksten ist, so dass sie einen Bau zeigen, welcher dem Gitterwerk einer eisernen Brücke vergleichbar ist. In Fig. 93 ist nach H. Meyer die Richtung dieser Curven für die Epiphyse des Oberschenkelbeins schematisch angegeben. Dieselben haben, wie man sieht, eine solche Lage, dass sich in ihrer Richtung der Druck der Körperlast am stärksten fortpflanzt. An anderen Skeletttheilen ist diese Anordnung weniger deutlich ausgeprägt.

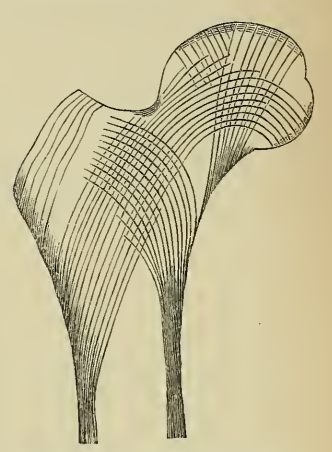


Fig. 93. Anordnung der Knochenbälkchen in der oberen Epiphyse des Femur (J. Wolf, H. Meyer).

Die Knorpel sind mehr oder weniger biegsame Skeletttheile, welche auch zur Verbindung der Knochen mit einander dienen und Synchondrosen bilden.

Die Gelenke. — Die Skeletttheile sind mit einander durch Gelenke mehr oder weniger beweglich verbunden. Auf diese Weise können Bewegungen der Gliedmaassen und Körpertheile gegen einander stattfinden, so dass der Körper verschiedene Stellungen und Lagen anzunehmen und Lokomotionen auszuführen im Stande ist.

Die mechanische Einrichtung eines Gelenkes ist im Allgemeinen folgende. Die beiden mit einander gelenkig verbundenen Knochen berühren sich mit zwei Gelenkflächen, welche sich gegen einander gleitend bewegen können. Diese Flächen sind mit Knorpel überzogen; an den Rand der knorpeligen Gelenkfläche setzt sich die Kapselmembran an, welche die Gelenkhöhle abschliesst. Die innere Schicht der Kapselmembran besteht aus der Synovialhaut, welche die Synovia (Gelenkschmiere), eine zähe, ölige, Mucin haltige Flüssigkeit, absondert, die dazu bestimmt ist, die Reibung der Gelenkflächen zu vermindern und die Gelenkhöhle ausfüllt. Die äussere Schicht der Kapsel wird von der fibrösen Kapselmembran gebildet, welche an verschiedenen Stellen durch Ligamenta accessoria verstärkt wird.

Die Bewegung der Gelenkflächen gegen einander ist mehr oder weniger ausgiebig. Sie wird beschränkt durch die Gelenkkapsel und ihre Bänder und durch Knochenvorsprünge, welche gegen einander stossen. Bei allen normalen Bewegungen eines Gelenkes bleibt das Volumen der Gelenkhöhle constant, während die Gestalt derselben wechselt (Fick). Geht die Bewegung über die normale Grenze hinaus, so entstehen unter Zerreissungen der Kapselmembran Verstauchungen und Verrenkungen der Gelenke.

Gestalt und Eintheilung derselben. — Im Allgemeinen entsprechen sich die beiden Gelenkflächen in ihrer Gestalt derart, dass die eine nahezu der Abdruck der anderen ist oder wenigstens einen Theil dieses

Abdruckes darstellt. Die convexen Theile einer Gelenkfläche entsprechen daher concaven Theilen der anderen und umgekehrt. Indessen kommen mannigfache Abweichungen oder Unvollkommenheiten hierbei vor.

Aus einem leicht zu erkennenden Grunde sind alle Gelenkflächen geometrisch als sog. Rotationsflächen zu betrachten, d. h. als solche Flächen, welche durch die Rotation einer Linie um eine Axe im Raume entstehen. Daher kann man die Gelenke ihrer Gestalt und Beweglichkeit nach je nach der Zahl der Axen eintheilen, um welche die Bewegungen stattfinden können.

1. Das einaxige Gelenk. — Das Gelenk, welches nur um eine Axe drehbar ist, heisst Charniergelenk oder Ginglymus. Wenn man eine gerade Linie um eine Axe rotiren lässt, so entsteht eine Cylinder- oder Kugelfläche; lässt man eine krumme Linie ll von beliebiger Gestalt um eine Axe xx rotiren (Fig. 94), so entsteht eine Fläche, welche als aus sehr vielen kleinen Abschnitten von Cylinderflächen zusammengesetzt betrachtet werden kann. Eine solche Gestalt besitzen die Flächen der Charniergelenke. Es gehören

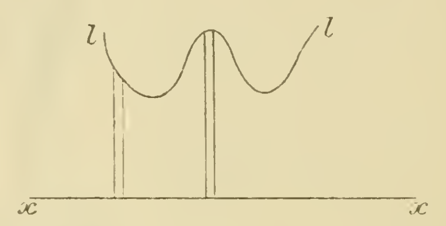


Fig. 94. Rotationsfläche des einaxigen Gelenkes (Charniergelenk).

zu diesen Gelenken diejenigen zwischen den Phalangen der Finger und Zehen.

Das einaxige Gelenk kann aber auch zugleich schraubenförmig gestaltet sein, so dass sich die eine Fläche auf der anderen wie eine Schraube in der Schraubenmutter in der Richtung der Axe hin und her bewegt. Eine solche Schraubenbewegung findet in geringem Maasse an dem Ellenbogengelenk zwischen Ulna und Humerus und an dem Fussgelenk zwischen Tibia und Talus statt.

2. Das vielaxige Gelenk. — Dasjenige Gelenk, welches eine Bewegung um unendlich viele Axen gestattet, ist das Kugelgelenk oder die Arthrodie. Eine Kugelfläche entsteht durch Rotation eines Kreises um einen beliebigen Durchmesser. Es ist klar, dass die Bewegung des Kugelgelenks um jeden durch den Mittelpunkt der Kugel als Axe gelegten Durchmesser möglich ist. Man hat daher das Kugelgelenk das vollkommenste oder freieste Gelenk genannt. Es gehören hierzu das Hüftgelenk, das Schultergelenk und die Gelenke zwischen den Fingern und der Mittelhand.

3. Das zweiaxige Gelenk. — Nach dem Princip der Rotationsflächen ist ein zweiaxiges Gelenk möglich, dessen beide Axen senkrecht auf einander stehen. Zu diesen gehört erstens das Sattelgelenk, dessen Flächen der eines Sattels ähnlich sind. Diese Fläche ist in einer Richtung convex und in der darauf senkrechten concav gebogen; sie entsteht durch Rotation eines Kreisbogens bb um eine Axe xx,

welche auf der convexen Seite desselben gelegen ist (Fig. 95). Ein solches Sattelgelenk finden wir zwischen Carpus und Metacarpus des Daumens, wodurch der Daumen nicht nur ad- und abducirt, sondern auch opponirt werden kann.

Zu den zweiaxigen Gelenken gehört zweitens das Ovoidgelenk. Die Gelenkflächen desselben sind eiförmig gestaltet. Es gehört zu diesen das Handgelenk zwischen der concaven Gelenkfläche des Radius und der aus Mond- und Kahnbein gebildeten Gelenkfläche; dasselbe gestattet eine Beugung und Streckung und eine Ad- und Abduction der Hand; bei Beugungen der Hand in anderer Richtung treten Pro- und Supinationen zwischen Ulna und Radius hinzu. Ein ähnliches Gelenk ist das Atlanto-Occipitalgelenk, in welchem die Beugung und Streckung des Kopfes und eine Neigung desselben nach der Seite stattfinden kann. Die Fläche des Ovoidgelenkes entsteht durch Rotation eines Kreisbogens bb um eine Axe xx, welche auf der Seite der Concavität desselben liegt (Fig. 96).

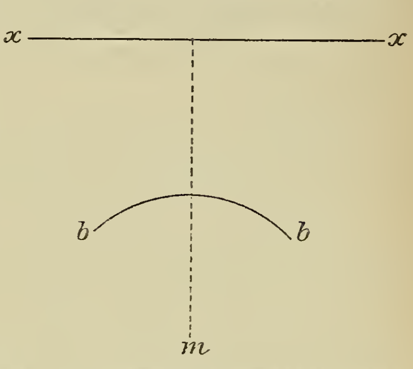


Fig. 95. Rotationsfläche des zweiaxigen Gelenkes (Sattelgelenk).
m Krümmungsmittelpunkt des Bogens bb.

Aus dem Princip der Rotationsflächen folgt, dass ein mehr als zweiaxiges Gelenk nicht möglich ist und dass auf dieses gleich das Kugelgelenk mit unendlich vielen Axen folgt.

Im Uebrigen weichen die Gelenkflächen mannigfach von der Gestalt der Rotationsflächen ab. Zu diesen Abweichungen gehört das Spiralgelenk, bei welchem der Krümmungsradius sich in einer Richtung

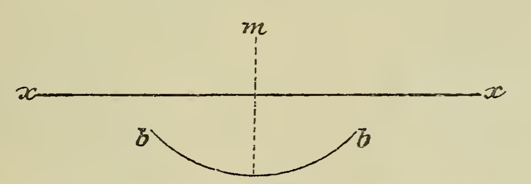


Fig. 96. Rotationsfläche des zweiaxigen Gelenkes (Ovoidgelenk).

beständig ändert, so dass die Krümmungslinie spiralförmig ist. Eine so gestaltete Gelenkfläche ist die der beiden Condylen des Oberschenkels, deren Krümmung von vorn nach hinten zunimmt. Die Krümmung der concaven Flächen der Tibia ist eine schwächere als die der Condylen, so dass diese auf jenen wie Räder auf dem Boden rollen. Ein Gelenk besonderer Art ist ferner das Sperrgelenk zwischen Hammer und Ambos, dessen Flächen wie Sperrzähne in einander greifen (s. 12. Cap. C. 1.).

Ganz flache und sehr straffe Gelenke, welche nur geringe Verschiebungen gestatten, finden sich zwischen den Hand- und Fusswurzelknochen.

b) Das Stehen.

Unter den Gleichgewichtsstellungen des menschlichen Körpers ist das Aufrechtstehen die wichtigste. Es ist nicht nur theoretisch von Interesse, die physiologischen Bedingungen für das Stehen ebenso wie für das Gehen festzustellen, sondern es ist dies auch von praktischer Wichtigkeit, weil man nur dadurch im Stande sein wird, Abweichungen in der Haltung und Bewegung des Körpers unter krankhaften Verhältnissen richtig zu beurtheilen. Von den Brüdern, dem Anatomen Eduard und dem Physiker Wilhelm Weber, ist die Mechanik dieser Vorgänge am Körper zuerst einer sehr genauen Untersuchung unterworfen worden.

Es kommt beim Stehen und bei den Lokomotionsbewegungen des Körpers hauptsächlich die Mechanik der Wirbelsäule und der Gelenke der unteren Extremitäten in Betracht.

Wirbelsäule und Kopf. — Die Wirbelsäule bildet einen aus Wirbeln zusammengesetzten, festen, aber doch mehr oder weniger beweglichen und biegsamen Axenstab des ganzen Körpers. Die Krümmung derselben ist nach vorn am Halse schwach convex, am Rücken stark concav, im Lendentheile wieder schwach convex und am Kreuz- und Steissbein wieder stark concav. Die Beweglichkeit derselben ist am grössten am Halstheil, am geringsten am Brusttheil und im Lendentheil wieder grösser in der Richtung von vorn nach hinten und um die senkrechte Axe, während die Beweglichkeit nach den Seiten hin gering ist.

Die Wirbelsäule trägt auf ihrem oberen Ende den Kopf. Dieser kann in dem Atlanto-Occipitalgelenk die Beugung und Streckung (Nickbewegung) um die horizontale frontale Axe (von rechts nach links) und die Neigung nach rechts und links um die horizontale sagittale Axe (von vorn nach hinten) ausführen. Die Drehbewegung um die senkrechte Axe hingegen findet in dem Gelenk zwischen Atlas und Epistropheus statt, indem sich der Atlas um den Zahn des Epistropheus dreht. Da die Gelenkflächen der Querfortsätze des Epistropheus dachförmig abgeschrägt sind, so senkt sich bei der Drehung der Atlas etwas herab (Henke), wodurch das Mark vor Zerrung geschützt sein soll.

Das Kreuzbein ist mit dem Becken durch die Symphysis sacroiliaca fest verbunden. Das Becken verbindet sich mit den unteren Extremitäten durch das Hüftgelenk.

Hüftgelenk. — Das Hüftgelenk ist ein sehr vollkommenes Kugelgelenk. Die Pfanne bildet, durch das Labrum cartilagineum vergrössert, eine hohle Halbkugel, in welcher sich der Gelenkkopf des Femur, welcher etwa zwei Drittel einer Kugelfläche umfasst, frei bewegen kann. Es ist durch die Untersuchungen der Gebrüder Weber die wichtige Thatsache ermittelt worden, dass der Gelenkkopf in der Pfanne nicht durch die Kapselmembran oder die Bänder derselben und nicht durch Zug der Muskeln festgehalten wird, sondern einzig und allein durch den Luftdruck. Wenn man am Cadaver alle Weichtheile rings um das Hüftgelenk durchschneidet und dann die Gelenkkapsel eröffnet, so fällt bei senkrechter Aufhängung des Körpers das Bein nicht herab, sondern wird durch den Luftdruck getragen. Sobald man aber vom Becken aus die Gelenkhöhle von Innen her eröffnet, so dringt Luft ein, und das

Bein fällt herab. Bringt man ferner ein Präparat, aus dem Hüftgelenk bestehend, mit eröffneter Kapsel unter die Glocke der Luftpumpe, so fällt der Gelenkkopf beim Auspumpen aus der Pfanne heraus.

Dieses Verhalten des Hüftgelenks ist für alle Bewegungen der unteren Extremität von grosser Zweckmässigkeit, weil dadurch zum Tragen des Beines keinerlei Muskelanstrengung erforderlich ist. Ebenso wenig werden beim Hängen des Beines die Gelenkkapsel, ihre Bänder oder die umgebenden Muskeln belastet. Die Gebrüder Weber berechneten die Kraft des Luftdrucks auf den Querschnitt des Hüftgelenks, welcher 12—13 qcm beträgt, zu etwa 12—13 kg, und diese Grösse ist in der That dem mittleren Gewichte des Beines beim Erwachsenen ungefähr gleich.

Von den Bändern des Hüftgelenks ist erstens das Ligamentum teres zu nennen. Dasselbe entspringt von der Incisura acetabuli am inneren Rande der Pfanne und zieht durch die Gelenkhöhle hindurch zur Fovea des Gelenkkopfes. Dasselbe kann als Hemmungsband für die Adduction des Oberschenkels angesehen werden und hemmt auch durch seine vorderen Fasern die Rotation desselben nach hinten, durch seine hinteren Fasern die Rotation nach vorne. Ein zweites sehr starkes Band des Hüftgelenkes ist das Ligamentum iliofemorale oder superius, welches an der Spina ossis ilii anterior inferior entspringt und sich an die Linea intertrochanterica anterior ansetzt. Es verbindet sich mit seinen Fasern mit der Zona orbicularis, welche unter ihm am Pfannenrande entspringt und sich um den Hals des Femur

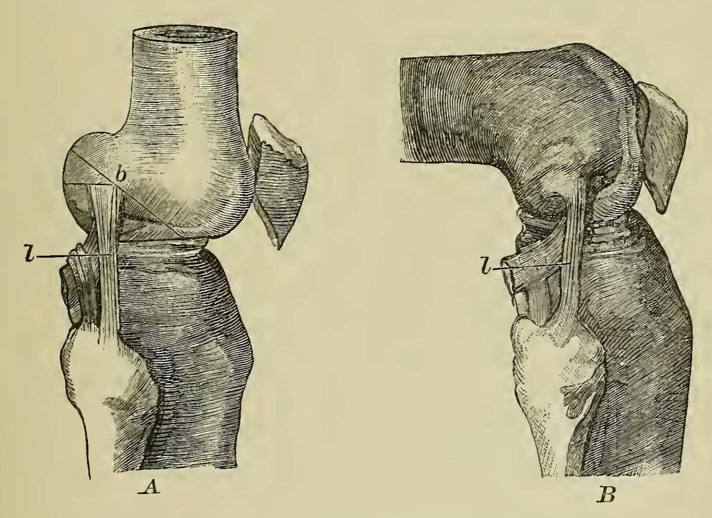


Fig. 97 *A* und *B*. Kniegelenk nach Ed. Weber: *l* Ligamentum laterale externum, *b* Krümmungsmittelpunkt.

herumschlingt. Dieses Band hemmt eine zu starke Streckung des Oberschenkels nach hinten.

Kniegelenk. — Das Kniegelenk ist ein Charniergelenk, dessen Axe aber nicht constant bleibt, da die Gelenkflächen der Condylen eine von vorn nach hinten zunehmende Krümmung haben. Bei gestrecktem Knie (Fig. 97 *A*) berühren sich die Flächen der Condylen mit denen

der Tibia in grösserer Ausdehnung, bei gebeugtem Knie (Fig. 97 *B*) rollt hingegen die stärker gekrümmte hintere Fläche der Condylen auf der Tibialfläche wie ein Rad auf dem Boden. Man hat ein solches Gelenk daher ein Spiralgelenk oder Rollgelenk (Trochoginglymus) genannt. Wichtig ist bei der Streckung und Beugung das Verhalten der Ligamenta lateralia, von denen das äussere vom Condylus externus nach dem Capitulum fibulae, das innere vom Condylus internus femoris nach dem der Tibia hinzieht. Sie entspringen im Krümmungscentrum des hinteren Abschnittes der Condylen (*b*), daher sind sie bei der Streckung, wie Figur zeigt, straff gespannt, bei der Beugung dagegen erschlaffen sie, da sich der Ursprung derselben (*b*) der Tibialfläche nähert, und zwar erschlafft das äussere sehr viel mehr als das innere. Daher kommt es, dass bei der Streckung die sich in grösserer Ausdehnung berührenden Gelenkflächen fest auf einander gepresst sind und keine Rotation des Unterschenkels um seine Längsaxe gestatten, dass dagegen bei gebeugtem Knie eine solche Rotation in geringem Grade möglich ist. Bei dieser Rotation bleibt der innere Condylus des Oberschenkels auf seiner Tibialfläche fest stehen, während der äussere Condylus auf seiner Tibialfläche um den inneren einen kleinen Kreisbogen beschreibt. Bei rechtwinklig gebeugtem Knie beträgt der Rotationswinkel etwa 21° (H. Meyer).

Eine besondere Rolle kommt ferner den beiden Kreuzbändern zu, welche im Inneren des Gelenkes liegen. Das vordere Kreuzband entspringt aus der vorderen Grube zwischen den beiden Gelenkflächen der Tibia und geht schräg nach oben und hinten an den äusseren Condylus des Femur, das hintere Kreuzband entspringt aus der hinteren Grube daselbst und geht nach vorn und oben an den inneren Condylus des Femur. Daher spannt sich bei der Streckung des Kniegelenkes das vordere Kreuzband und erschlafft bei der Beugung, während umgekehrt das hintere Kreuzband bei der Beugung sich spannt und bei der Streckung namentlich in seinen hinteren Fasern erschlafft. Die Kreuzbänder zwingen daher die Condylen, auf der Tibia zu rollen, und gestatten nicht, dass sie auf ihr nach vorn und hinten hin und her schleifen (Weber).

Bei der Beugung des Kniegelenkes wird die Rotation des Unterschenkels durch die Bänder in folgender Weise beschränkt. Die Bänder des inneren Condylus femoris, das innere Seitenband und hintere Kreuzband, welches gespannt ist, fixiren denselben, so dass die Axe der Rotation in dem inneren Condylus selbst liegt und der äussere um diesen rotirt. Die Rotation nach Innen, die Pronation, wird durch das äussere Seitenband und die Rotation des Unterschenkels nach Aussen, die Supination, wird durch Anspannung des vorderen Kreuzbandes beschränkt (Weber).

Fussgelenk. — Das Fussgelenk zwischen Tibia, Fibula und dem Talus ist ein Charniergelenk. Die beiden Malleolen umfassen als Gabeln den Talus und verhüten eine seitliche Verschiebung desselben. Man unterscheidet bei der Bewegung die Beugung oder Dorsalflexion, bei welcher das Dorsum des Fusses vorangeht, und die Streckung oder Plantarextension, bei welcher die Planta vorangeht. Ausserdem kann der Fuss noch eine Adduction und Abduction in den Gelenken zwischen dem Talus und dem Os naviculare ausführen, wobei die Axe der Bewegung horizontal von hinten nach vorn geht. Bei dieser Bewegung müssen die Gelenk-

flächen des Talus und Calcaneus, welche von vorn nach hinten convex sind, von einander abgehoben sein. Sind sie, wie beim Stehen, gegen einander gepresst, so ist keine Adduction möglich. Ferner kann eine Rotation des Fusses um eine senkrechte Axe geschehen, welche in dem Gelenk zwischen Unterschenkel und Talus und zwischen Calcaneus und Talus zu Stande kommt. Der Winkel der Beugung und Streckung ist 78,2°, der der Adduction 42° und der der Rotation 20,5° (Weber). Ueber die Lage hinaus, welche der Fuss beim Stehen einnimmt, kann er nicht abducirt werden.

Aufrechtstehen. — Beim Aufrechtstehen muss das labile Gleichgewicht des Körpers erhalten werden, d. h. der Schwerpunkt desselben muss durch die Füsse genügend unterstützt sein. Als Normalhaltung des Körpers beim Stehen betrachtet man die militärische Haltung; dieselbe muss eine solche sein, dass die Muskelanstrengung, um das labile Gleichgewicht aufrecht zu erhalten, eine möglichst geringe ist.

Um die Bedingungen des Stehens zu ermitteln, ist es nothwendig, den Schwerpunkt des ganzen Körpers und des Oberkörpers, Rumpf mit Kopf und oberen Extremitäten, zu kennen. Die Gebrüder Weber legten zur Bestimmung des Schwerpunktes eine Person horizontal auf einen Wagebalken und suchten die Gleichgewichtslage heraus. Der Schwerpunkt des ganzen Körpers liegt wenige Millimeter über dem Promontorium des Kreuzbeins und dicht vor demselben. Nimmt man einem Cadaver die Beine ab, so findet man den Schwerpunkt des Oberkörpers in der Höhe des Processus xiphoideus vor dem 10. Brustwirbel liegend.

Bei der aufrechten Normalhaltung wird der Kopf auf dem Atlas balancirt; die Schwerlinie des Körpers geht durch den Schwerpunkt des Kopfes, durch den Körper des Atlas und durch das Promontorium des Kreuzbeins hindurch. In dieser Linie muss auch der Schwerpunkt des Oberkörpers liegen. Die beiden unteren Extremitäten sind als relativ feste Stützen zu betrachten, welche den Oberkörper tragen. Denkt man sich zunächst die Füsse an dem Erdboden befestigt, so ist eine Feststellung im Hüftgelenk und Kniegelenk zur Aufrechthaltung erforderlich. Die beiden Hüftgelenke zusammen gestatten nur eine Bewegung des Oberkörpers um eine gemeinsame horizontale Axe von rechts nach links. Es muss also das nach Vorn- und Hintenüberfallen des Körpers verhütet werden. Dies würde nun geschehen können, wenn die Schwerlinie des Körpers gerade durch die gemeinsame Axe der Hüftgelenke hindurch ginge, wodurch der Oberkörper auf den Hüftgelenken balancirt würde. Aber man sieht ein, dass dieses Balancement ein sehr labiles wäre und zu seiner Erhaltung beständiger Muskelaktionen bedürfte. Es fällt vielmehr die Schwerlinie hinter die Verbindungslinie beider Hüftgelenke. Diese Lage braucht aber nicht durch Muskelaktion erhalten zu werden, sondern wird durch das Ligamentum iliofemorale fixirt. Dieses hemmt durch seine Anspannung (s. oben) die weitere Streckung im Hüftgelenk und trägt gewissermaassen den Oberkörper auf dem Hüftgelenk, wie der Soldat das Gewehr über der Schulter.

In gleichem Sinne wirkt die Fascia lata, welche sich mit dem Ligamentum iliotibiale verbindet. Das Einwärtsrollen des Gelenkkopfes wird durch das Ligamentum teres verhindert, die Rotation nach vorn durch geringe Anspannung der Musc. glutaei.

Das Kniegelenk ist beim Stehen vollkommen gestreckt. Die Feststellung desselben wird durch die Anspannung der Ligamenta lateralia in hohem Grade begünstigt. Die Schwerlinie des Körpers geht beim normalen Aufrechtstehen, wie es scheint, durch den hinteren Abschnitt des Kniegelenks hindurch, so dass dessen Flächen durch die Schwere gegen einander gedrückt werden. Es bedarf nur einer geringen Zusammenziehung des Muscul. quadriceps, um diese Stellung festzuhalten. Noch fester wird die Einstellung im Kniegelenk, wenn durch Vorneigen des Körpers die Schwerlinie etwas vor dasselbe gerückt wird, weil alsdann die Schwere des Körpers im Sinne einer Streckung wirkt. Auch das Ligament. iliotibiale begünstigt durch seine Anspannung die Streckung im Kniegelenk.

Das Fussgelenk zwischen Tibia, Fibula und dem Talus ist für das Stehen als reines Charniergelenk zu betrachten. Es muss also in demselben eine Drehung nach vorn und hinten verhütet werden. Würde die Schwerlinie des Körpers gerade durch die Verbindungslinie beider Fussgelenke hindurchgehen, so würde eine beständige Aequilibrirung durch Muskelaktion erforderlich sein. Die Schwerlinie fällt aber etwas vor die beiden Fussgelenke, und diese Stellung wird durch eine geringe Zusammenziehung der Streckmuskeln des Fusses festgehalten, welche sehr viel stärker sind als die Beuger. Die Drehung im Fussgelenke wird aber durch das Stehen auf beiden Füssen in hohem Grade erschwert, weil die Drehungsaxen beider Gelenke keineswegs in eine Linie zusammenfallen, sondern nach vorn zu erheblich convergiren. Schon bei parallel gestellten Füssen machen sie nach vorn einen stumpfen Winkel, und dieser wird durch Auswärtsstellung der Füsse in der Normalhaltung noch bedeutend verkleinert.

Der Fuss als Ganzes spielt beim Stehen eine wesentliche Rolle. Wir hatten uns zunächst vorgestellt, dass die Füsse am Erdboden befestigt wären. Eine solche Befestigung wird durch den Druck der Körperschwere bis zu einem gewissen Grade bewerkstelligt. Der Fuss ist nun seinem ganzen Baue nach zur Stützung des Körpers vorzüglich geeignet. Die Fusswurzel- und die Mittelfussknochen sind so angeordnet wie die Steine eines Gewölbes, sowohl in der Richtung von rechts nach links, als auch in der von hinten nach vorn. Hierzu trägt namentlich die keilförmige Gestalt der Mittelfussknochen bei. Dadurch erhält der Fuss erstens eine grosse Festigkeit und Tragfähigkeit, und zweitens kommt es dadurch zu Stande, dass die Fusssohle nicht mit ihrer ganzen Fläche, sondern nur mit drei Stellen den Boden berührt, und zwar mit der Ferse an dem Tuber calcanei, mit dem grossen und dem kleinen Ballen an dem Capitulum des ersten und des fünften Metatarsalknochens. Drei Unterstützungspunkte verhüten aber bekanntlich das Wackeln eines Gegenstandes, da sie immer in einer Ebene liegen. Bei Plattfüssen berührt die ganze Sohle den Boden; daher treten beim langen Gehen und Stehen Beschwerden auf.

c) Die Wirkungen der Muskeln im Körper.

Die Bewegungen des Körpers und seiner Theile kommen durch die Anordnung der Muskeln zu Stande. Die Muskeln der inneren Organe, welche meist aus glatten Fasern bestehen, kommen hier nicht in Betracht.

Unter den Skelettmuskeln unterscheiden wir solche, welche sich mit beiden Enden an Skeletttheile ansetzen, und solche, welche nur mit einem Ende von Skeletttheilen entspringen, mit dem anderen an Weichtheile ansetzen, wie die Zungen- und Augenmuskeln, auch die mimischen Muskeln. Einige willkürlich bewegte Muskeln verlaufen nur in Weichtheilen, wie der M. orbicularis oris und palpebrarum.

Die Muskeln, welche die Skeletttheile mit einander verbinden, dienen zur Bewegung derselben gegen einander in den Gelenken. Sie überspringen daher entweder ein oder mehrere Gelenke der an einander stossenden Knochen. Bei einer jeden solchen Bewegung bildet der eine Ansatzpunkt des Muskels das Punctum fixum, der andere das Punctum mobile. Für gewöhnlich liegt das Punctum fixum näher der Wirbelsäule, proximal, das Punctum mobile distal, weil das Punctum fixum gewöhnlich dem Schwerpunkt des Körpers zugewendet ist. Doch kann sich die Lage dieser Punkte auch umkehren, wenn der distale Insertionspunkt fixirt wird.

Die Knochen spielen bei allen Bewegungen die Rolle von Hebeln.

Der Hebelarm der Kraft reicht von der Axe des Gelenkes bis zum Ansatzpunkte des Muskels, der Hebelarm der Last von der Axe des Gelenkes bis zum gemeinsamen Schwerpunkte der zu bewegenden Massen.

Es kommt in dem Körper bei der Bewegung der Skeletttheile sowohl der einarmige als auch der zweiarmige Hebel zur Anwendung. Es ist aber leicht einzusehen, dass der einarmige viel häufiger vorkommen muss als der zweiarmige, da sich die Gelenke meist an den Enden der Knochen befinden. Die Knochen des Vorderarms bilden bei der Beugung im Ellenbogengelenk einen einarmigen Hebel, bei der Streckung aber bildet die Ulna einen zweiarmigen Hebel, da der M. triceps sich an das das Gelenk überragende Olecranon ansetzt. Ebenso kann der Fuss bei seinen Bewegungen im Fussgelenk unter gewissen Bedingungen als zweiarmiger Hebel wirken, wenn die Wadenmuskeln an dem Fersenbein ziehen und der vordere Theil des Fusses als Hebelarm der Last anzusehen ist.

Aus dem anatomischen Bau des menschlichen Körpers folgt, dass die Hebelarme der Kraft meistentheils viel kleiner sind als die Hebelarme der Last oder des Widerstandes, weil sich fast alle Muskeln sehr nahe den Gelenken an die Knochen ansetzen. Dadurch geht zwar den menschlichen Bewegungen viel an Kraft verloren, aber es gewinnt dadurch nicht allein die ästhetische Form des menschlichen Körpers und seiner Gliedmaassen, sondern es gewinnen damit auch die Bewegungen desselben an Geschwindigkeit und Geschicklichkeit; denn je kleiner der Hebelarm des Muskels ist, desto grösser wird bei gleicher Verkürzung der Winkel der Hebelbewegung. Bei Thieren und schon beim Affen sind bekanntlich die Insertionspunkte verhältnissmässig weiter vom Gelenk entfernt, wodurch die Kraft der Bewegung sehr zunimmt. Muskeln, bei deren Thätigkeit es mehr auf Entwicklung von Kraft als von Geschwindigkeit ankommt, haben einen verhältnissmässig grösseren Hebelarm, wie z. B. die Mm. masseteres, die fast ebensoweit vom Gelenk liegen wie die Backzähne.

Bei der Berechnung der Kraft, welche die Muskeln erzeugen müssen, um ein Gleichgewicht herzustellen, hat man die statischen Momente gleich zu setzen. Wenn in Fig. 98 ac der bewegte

Knochen ist, dessen Gelenk sich in a befindet, der Hebelarm der Last L gleich ac ist und der Angriffspunkt des Muskels in b sich befindet, so ist die Muskelkraft M, welche das Gleichgewicht erhält, gleich $\frac{L \cdot ab}{ac}$.

Es hängt die Wirkung der Muskeln ferner wesentlich von ihrer Zugrichtung gegen den Knochen ab. Ist diese Zugrichtung senkrecht gegen den Knochen, so kommt die ganze Kraft des Muskels zur Geltung, ist dies aber nicht der Fall, nur ein Theil derselben. Es sei daher die Grösse der Kraft M (Fig. 98) gleich bd und senkrecht gegen ac. Wenn nun der Muskel schräg in der Richtung be zieht, so muss nach dem Parallelogramm der Kräfte derselbe mit der Kraft be angreifen, wenn das Gleichgewicht bestehen soll. Die Kraft M ist daher gleich $be \cdot \cos\alpha$, wenn α der Winkel ist, welchen die Richtung des Muskels mit der Senkrechten db einschliesst. Tragen wir z. B. ein Gewicht auf

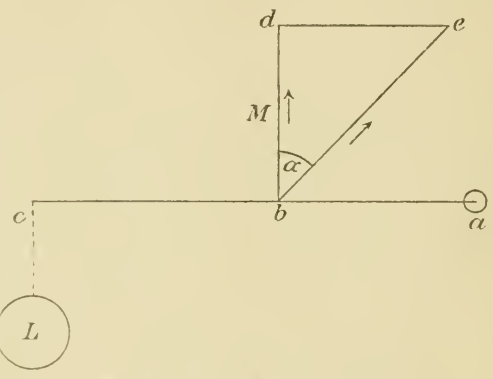


Fig. 98. Wirkung der Muskeln am Skelett.

der Hand, so haben die Beuger des Vorderarms, M. biceps und brachial. intern., bei etwa rechtwinklig gebeugtem Ellenbogen die leichteste Arbeit. Ihre Anstrengung wird aber um so grösser, je mehr der Arm bei horizontaler Lage gestreckt wird, d. h. je mehr sich der Winkel α einem rechten nähert. Würde der Winkel α bei ganz gestrecktem Gelenk gleich einem rechten werden, so würde die wirksame Componente der Muskelkraft Null werden. Dies ist aber nie ganz der Fall.

Während der Bewegung ändert sich meistens die Zugrichtung der Muskeln mehr oder weniger. Nur wenn die Sehne des Muskels über Vorsprünge des zu bewegenden Knochens oder fest anliegende Sesambeine hinweggeht, bleibt die Zugrichtung constant. Es verändert sich aber auch sehr häufig dabei der Hebelarm der Last in positivem oder negativem Sinne, so dass die Muskelspannungen während der Bewegung einem continuirlichen Wechsel unterworfen sind. Eine unter Entlastung stattfindende Bewegung ist z. B. das Erheben des Körpers im Kniegelenk. In der Stellung mit gebeugten Knieen ist der Hebelarm der Last die horizontale Entfernung von der Axe des Kniegelenks bis zur Schwerlinie des Körpers. Diese Entfernung wird immer kleiner, je mehr wir uns erheben, und ist bei aufrechter Stellung Null, da die Schwerlinie dann durch das Gelenk geht, ja sogar vor dasselbe fallen kann. Der M. quadriceps, welcher diese Bewegung ausführt, greift

hierbei an der Tibia unter gleichbleibender Zugsrichtung an, weil seine Sehne die Kniescheibe umfasst, deren Lage zur Tibia dieselbe bleibt.

d) Das Gehen.

Die wichtigste Ortsbewegung des menschlichen Körpers, die Gehbewegung, ist ebenfalls von den Brüdern Wilhelm und Eduard Weber einer genauen Analyse unterworfen worden. Bei dieser Bewegung findet im Wesentlichen eine abwechselnde rhythmische Thätigkeit der beiden unteren Extremitäten statt. Man unterscheidet eine aktive und eine passive Phase der Bewegung. Während der aktiven Phase berührt das Bein mit der Fusssohle den Boden, die Muskeln desselben stützen den Körper und schieben denselben vorwärts. Während der passiven Phase schwingt das Bein im Hüftgelenk, ohne den Boden zu schleifen, von hinten nach vorn. In der Fig. 99 sind,

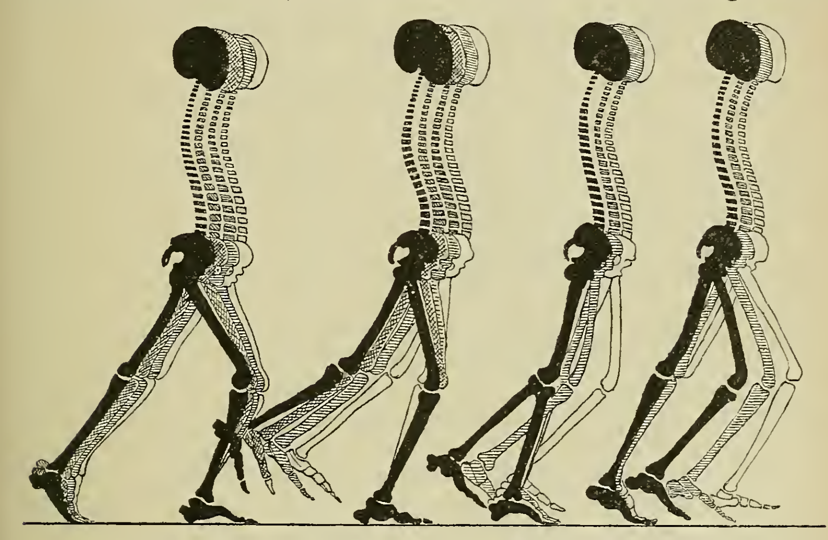


Fig. 99. Gehbewegung nach Wilh. und Ed. Weber.

nach den Gebrüdern Weber, die Stellungen der beiden Extremitäten in 14 auf einander folgenden Momenten eines Schrittes abgebildet.

Aktive Phase. — Die aktive Phase beginnt in dem Moment, in welchem die Fusssohle auf den Boden aufgesetzt wird. In dieser Lage ist das Bein im Kniegelenk ein wenig gebeugt und der Fuss befindet sich im Fussgelenk in geringer Plantarextension, so dass die ganze Planta den Boden berührt. Das Hüftgelenk steht noch nicht senkrecht über dem Fussgelenk, sondern hinter demselben. Das ganze Bein dreht sich nun zunächst um die Axe des Fussgelenkes nach vorn, während der Rumpf diese Bewegung mitmacht; alsdann rückt die Drehaxe von der Ferse allmählig bis zu den Zehen nach vorn, indem sich der Fuss vom Boden gleichsam abwickelt. Man kann die aktive Phase in vier Stadien eintheilen. Das erste Stadium beginnt (siehe Fig. 100) mit dem Aufsetzen des Beins (Lage *1*) und endet mit dem Moment, in welchem das Hüftgelenk etwas über das Fussgelenk vorgerückt ist (Lage *2*). In der ganzen aktiven Phase rückt der Ober-

schenkelkopf, also auch der ganze Körper, in einer nahezu horizontalen Linie vorwärts. Dies geschieht dadurch, dass im ersten Stadium im Fussgelenk eine Dorsalflexion stattfindet, während das Kniegelenk gebeugt wird (s. Lage *2*). Das erste Stadium der aktiven Phase eines Beines fällt mit dem vierten Stadium derselben des anderen Beines zusammen (siehe die unter einander gezeichneten Phasen der rechten und linken Extremität in der Fig. 100). In diesem Zeitraum stützen beide Beine den Körper. In dem zweiten Stadium beginnt die Abwicklung der Fusssohle. Hierbei findet eine Plantarextension im Fussgelenk und eine Streckung im Kniegelenk statt, so dass der Oberschenkelkopf sich nicht in einem Kreise, sondern in der horizontalen Linie nach vorwärts schiebt. In dieses Stadium fällt die passive Phase der anderen Extremität (Lage *2*, *3* und *4*). Die Lage *0* der passiven Phase fällt mit Lage *3* zusammen.

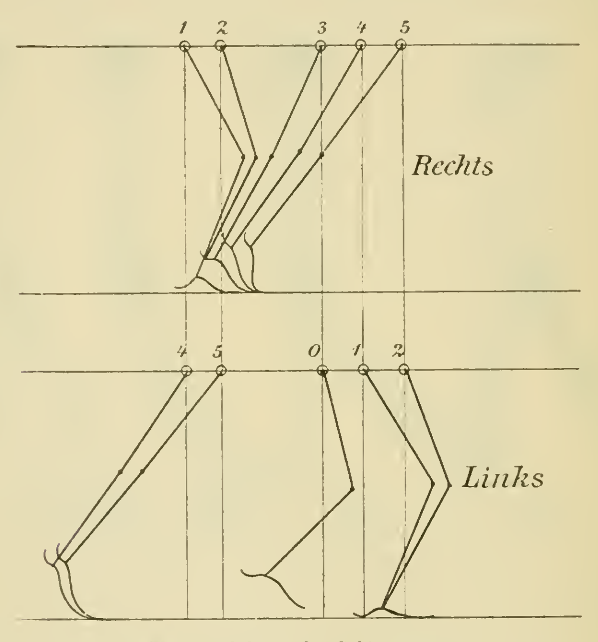


Fig. 100. Schema der Gehbewegung.

Das vierte Stadium der aktiven Phase beginnt in dem Moment, in welchem das andere Bein den Boden wieder berührt (Lage *4* und *5*). In diesem werden die Bewegungen des zweiten und dritten Stadiums fortgesetzt. Das Kniegelenk wird stark gestreckt, der Fuss in starke Plantarextension versetzt. Der Fusspunkt rückt bis zu den Köpfchen des ersten und fünften Mittelfussknochens nach vorn. Bei dieser Bewegung giebt das Bein dem Körper einen mehr oder weniger kräftigen Stoss nach vorn. In dem ersten Stadium dient es nur zur Stütze, um das Fallen desselben nach vorn zu verhüten. Die Bewegung des Oberschenkelkopfes und demnach des ganzen Körpers ist nicht ganz genau horizontal, es findet vielmehr eine kleine Senkung vor und eine kleine Hebung hinter der senkrechten Lage des Oberschenkelkopfes über dem Fussgelenk statt, welche bei Erwachsenen etwa $^1/_2$ cm beträgt. Das

Abwickeln der Fusssohle trägt nicht nur zur horizontalen Vorwärtsbewegung bei, sondern verlängert auch den Schritt erheblich.

Passive Phase. — Anfang und Ende der aktiven Phasen beider Extremitäten fallen zeitlich zusammen. Die passive Phase einer Extremität liegt dagegen in dem mittleren Stadium der aktiven Phase der anderen (s. Fig. 100 linke Extremität von *5*—*1*). Während der passiven Phase schwingt das Bein im Hüftgelenk von hinten nach vorn. Damit der Fuss dabei nicht auf dem Boden schleift, werden Fuss- und Kniegelenk entsprechend gebeugt. Die Gebrüder Weber haben bewiesen, dass die passive Phase im Wesentlichen einer Pendelschwingung der Extremität gleichzusetzen ist. Sie haben die Dauer einer solchen Schwingung an Cadavern genau gemessen und gefunden, dass dieselbe bei Erwachsenen im Mittel etwa 0,7 Secunden beträgt (d. i. eine halbe physikalische Schwingung von einem Ende einer Excursion bis zur anderen). Nun wird das Bein beim gewöhnlichen ungezwungenen Gehen nach der passiven Phase auf den Boden gesetzt, nachdem es ein wenig über die senkrechte Ruhelage hinausgegangen ist, und in der That beträgt in diesem Falle die Zeit der passiven Phase nur wenig mehr als eine halbe Pendelschwingung des Beines, zwischen 0,35—0,4 Secunden. Daraus erklärt es sich auch, dass jede Person ihrer Beinlänge entsprechend nicht nur eine bestimmte Schrittlänge, sondern auch Schrittdauer besitzt, und dass grosse und kleine Individuen mit einander nicht gleichen Schritt halten können, ohne ihre Gehbewegungen durch besondere Muskelaktionen wesentlich zu modificiren. Beim ungezwungenen Gehen findet hingegen in der passiven Phase nur eine geringe Muskelanstrengung statt, die wesentlich das Schleifen der Fusssohle zu verhindern hat. Es ist ferner noch der Umstand zu bemerken, dass der Aufhängepunkt des schwingenden Beines, das Hüftgelenk, sich in der passiven Phase vorwärts bewegt und daher die wirkliche Geschwindigkeit des Fusspunktes beträchtlich vermehrt. Dies kann aber auf den Vorgang der Schwingung selbst keinen Einfluss ausüben.

Haltung des Körpers. — Von Wichtigkeit beim Gehen ist die Haltung des Oberkörpers, da derselbe auf den Hüftgelenken balancirt werden muss. Während beim Aufrechtstehen die Schwerlinie des Körpers hinter der Verbindungslinie der Hüftgelenke liegt, rückt sie beim Gehen vor dieselbe, indem die Wirbelsäule nach vorn geneigt wird. Der Winkel, den die Wirbelsäule mit der Senkrechten bildet, ist um so grösser, je schneller wir gehen; bei einem langsamen Schritt von 0,68 Secunden Dauer ist er 5,7°, bei einem schnellen von 0,4 Secunden Dauer dagegen 10°. Dies verhält sich ebenso wie das Balanciren eines Stabes auf der Hand, während wir uns vorwärts bewegen. Damit derselbe nicht nach hinten fällt, müssen wir ihn nach vorn geneigt tragen, und zwar um so mehr, je schneller wir gehen.

Isochron mit den Bewegungen der Beine findet ferner ein entgegengesetztes rhythmisches Pendeln der Arme beim Gehen statt. Dieses hat offenbar den Zweck, den Schwerpunkt des Körpers in seiner Lage zu erhalten. Denn wenn das Bein vorwärts schwingt, schwingt der Arm derselben Seite nach hinten, und umgekehrt.

Schnelligkeit des Gehens. — Die Schnelligkeit des Gehens hat einen grossen Einfluss auf die Schrittdauer und Schrittlänge. Eine Schrittdauer ist die Zeit vom Aufsetzen (resp. Abheben) eines

Beines bis zum Aufsetzen des anderen, die Schrittlänge der dabei zurückgelegte Weg. Beim natürlichen ungezwungenen Gehen wird die Schrittdauer um so kleiner, je schneller wir gehen; dagegen nimmt die Schrittlänge dabei zu. Haben wir z. B. bei sehr langsamem Gehen eine Schrittdauer von 1 Secunde, so ist die Schrittlänge etwa gleich 0,48 m; haben wir dagegen bei schnellem Gehen eine Schrittdauer von 0,34 Secunden, so wächst auch unwillkürlich die Schrittlänge auf etwa 0,85 m. Zugleich verändern sich die Phasen der Gehbewegung in folgender Weise. Je schneller der Gang ist, desto weiter wird das Bein in der aktiven Phase nach hinten gestreckt (Lage *5*), wodurch sich der Schritt verlängert; dagegen wird die Dauer des Schrittes abgekürzt, indem das Bein beim Beginn der aktiven Phase näher der Gleichgewichtslage aufgesetzt wird, so dass sich die Schrittdauer immer mehr einer halben Pendelschwingung nähert, je schneller der Gang ist. Die Grösse der Excursion vergrössert aber bekanntlich die Schwingungsdauer nicht wesentlich. Je langsamer wir gehen, desto weniger ist das Bein nach hinten gestreckt, desto weiter aber bewegt es sich über die Gleichgewichtslage hinaus (Lage *1*), bevor es aufgesetzt wird. Die Dauer der Schwingung nimmt daher zu, also auch die Schrittdauer; die Länge des Schrittes aber nimmt ab, da die Abnahme der Excursion des Beines nach hinten grösser ist als die Zunahme derselben nach vorn. Je schneller der Gang ist, desto mehr kürzen sich daher die Stadien ab, in welchen sich beide Beine zugleich in der aktiven Phase befinden (Lage *1—2*, *4—5*). Beim schnellsten Gehen wird das Bein in der Ruhelage aufgesetzt, aktive und passive Phase nehmen nahezu dieselbe Dauer an, gleich einer halben Pendelschwingung des Beines. Beim Laufen endlich wird die aktive Phase kürzer als die passive und fällt in den Zeitraum der letzteren. Durch kräftigen Abstoss des aktiven Beines erhält der Körper eine grössere Geschwindigkeit.

Je grösser die Geschwindigkeit des Gehens und Laufens ist, desto stärker werden die Beugungen und Streckungen im Knie- und Fussgelenk. Daher senkt sich das Hüftgelenk und zugleich der Schwerpunkt des Körpers immer tiefer, während die Wirbelsäule sich mehr nach vorn beugt. Die Schrittlänge nimmt hierbei beständig zu.

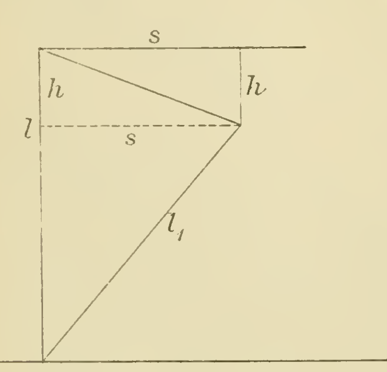


Fig. 101. Arbeit beim Gehen.

Wir können die Gehbewegungen absichtlich in mannigfachster Weise abändern, z. B. sehr schnelle kleine Schritte, oder sehr langsame grosse Schritte machen. Dies ist aber eine gezwungene Art des Gehens und erfordert besondere Aufmerksamkeit und Muskelaktionen.

Von Marey sind photographische Augenblicksbilder der Gehbewegungen aufgenommen worden. Dieselben haben die Weber'schen Untersuchungen vollkommen bestätigt und geben ein anschauliches Bild der einzelnen Phasen. Auch die Lauf-

und Sprungbewegungen, sowie die Flugbewegungen der Vögel sind von Marey nach derselben Methode analysirt worden.

Arbeitsleistung beim Gehen. — Die mechanische Arbeit, welche wir beim Gehen leisten, kann in folgender Weise ausgedrückt werden. In der aktiven Phase schiebt von der Stellung, in welcher sich der Oberschenkelkopf gerade über dem Fussgelenk befindet, das Bein den Körper horizontal vorwärts, während das andere Bein es verhindert, dass der Schwerpunkt sinkt. Es sei (Fig. 101) l das Bein in der senkrechten Stellung; würde sich dasselbe nur um den Fusspunkt bei sinkendem Körper drehen, so würde es in die Lage l_1 gerathen. Ist nun s die Strecke, um welche der Oberschenkel horizontal vorrückt, so wird hierbei das Körpergewicht K zugleich um die Höhe h gehoben, um welche er gesunken wäre. Es wird also die mechanische Arbeit $h \cdot K$ bei jedem Schritte geleistet. Diese ist nach der Construction gleich $K \cdot (l - \sqrt{l^2 - s^2})$.

Diese Grösse nimmt, wie man sieht, mit s zu. Hierzu kommt aber noch die lebendige Kraft, welche die Körpermasse M vermöge ihrer Geschwindigkeit annimmt, $M \cdot \frac{v^2}{2} = K \cdot \frac{v^2}{2g}$. Der erstere Antheil der Arbeit wird in den Muskeln beständig in Wärme verwandelt, der zweite Antheil verwandelt sich auch durch Reibung und Stoss innerhalb und ausserhalb des Körpers beständig in Wärme.

2. Stimme und Sprache.

Einem grossen Theil des Thierreichs kommt der Besitz schallerzeugender Organe zu, durch welche die Thiere im Stande sind, sich mit einander in Beziehung zu setzen und in niederem oder höherem Grade zu verständigen. Manche Insecten können durch Reibevorrichtungen an den Beinen oder Flügeln Töne erzeugen. Erst bei den in der Luft athmenden Wirbelthieren findet eine Stimmbildung in einem mit den Athemorganen verbundenen Stimmorgan, dem Kehlkopf, statt. Eine solche Stimmerzeugung beobachtet man bei einer grossen Zahl von Amphibien, bei allen Vögeln mit wenigen Ausnahmen (Störche, Strausse und einige Geier) und bei allen Säugethieren mit Ausnahme der Cetaceen. Der Stimmton wird dadurch hervorgebracht, dass ein Luftstrom und zwar gewöhnlich der Exspirationsstrom durch den auf einen Ton eingestellten Kehlkopf hindurchgeleitet wird.

Die Sprache in höherem Sinne kommt zwar nur dem Menschen zu, doch treten die Sprachlaute, in welche sich die Sprache zerlegen lässt, schon in vielen Thierstimmen mehr oder weniger deutlich auf. Die Sprachlaute entstehen durch die Mitwirkung der Rachen-, Mund- und Nasenhöhle. Die Formen, welche diese Höhlen besitzen und annehmen, geben den Stimmen der Thiere und Menschen einen charakteristischen Klang. Die Gestalt des Kehlkopfes ist daher bei verschiedenen Thieren und dem Menschen nicht so ungleich, wie die Gestalt dieser Höhlen. Hauptsächlich werden die Sprachlaute durch die äusserst complicirten Formveränderungen gebildet, welche die Mundhöhle erleidet. In unvollkommener Weise kann die Sprache auch ohne Mitwirkung des Kehlkopfes zu Stande kommen, wenn die Luft durch die Mundhöhle geleitet wird. Dies ist die „Flüstersprache“.

a) Die Erzeugung der Stimme.

Der Kehlkopf, in welchem die Stimme entsteht, hat folgende Einrichtung. Derselbe besteht im Wesentlichen aus einem starrwandigen Rohr, welches oben kuppelförmig von zwei Membranen, den wahren Stimmbändern, begrenzt wird. Wenn diese mit ihren Rändern in der Mitte des Rohres einen engen Spalt einschliessen und eine gewisse Spannung

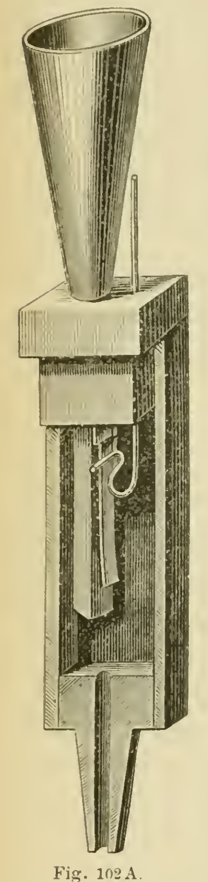
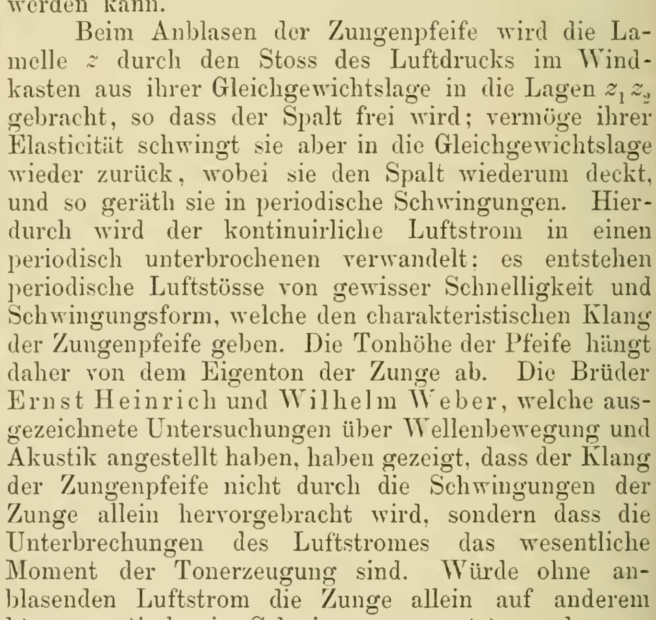


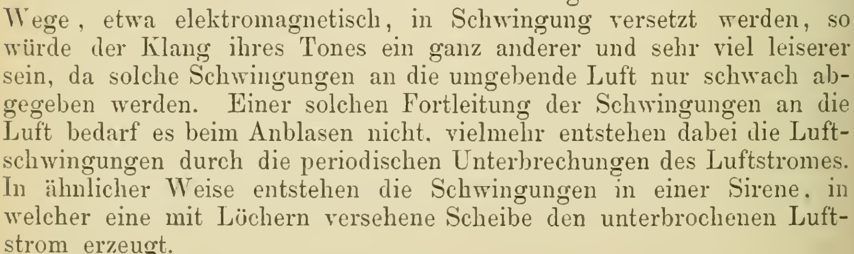
Fig. 102 A.
Eine Zungenpfeife mit Ansatzrohr.



besitzen, so gerathen sie durch einen hindurchgeleiteten Luftstrom in Schwingungen und erzeugen einen Ton. Man hat daher den Kehlkopf zu den Blasinstrumenten zu rechnen, und zwar ist derselbe speciell einer Zungenpfeife vergleichbar.

Eine Zungenpfeife (Fig. 102 A) besteht 1. aus einem Windkasten, welchem der Luftstrom durch ein Windrohr aus einem Blasebalg zugeleitet wird; 2. aus der Zunge z (Fig. 102 B), welche gewöhnlich aus einer freischwingenden Metalllamelle besteht, die einen entsprechend breiten Spalt nahezu deckt und 3. aus einem Ansatzrohr, welches auf die Pfeife aufgesetzt werden kann.

Beim Anblasen der Zungenpfeife wird die Lamelle z durch den Stoss des Luftdrucks im Windkasten aus ihrer Gleichgewichtslage in die Lagen $z_1 z_2$ gebracht, so dass der Spalt frei wird; vermöge ihrer Elasticität schwingt sie aber in die Gleichgewichtslage wieder zurück, wobei sie den Spalt wiederum deckt, und so geräth sie in periodische Schwingungen. Hierdurch wird der kontinuirliche Luftstrom in einen periodisch unterbrochenen verwandelt; es entstehen periodische Luftstösse von gewisser Schnelligkeit und Schwingungsform, welche den charakteristischen Klang der Zungenpfeife geben. Die Tonhöhe der Pfeife hängt daher von dem Eigenton der Zunge ab. Die Brüder Ernst Heinrich und Wilhelm Weber, welche ausgezeichnete Untersuchungen über Wellenbewegung und Akustik angestellt haben, haben gezeigt, dass der Klang der Zungenpfeife nicht durch die Schwingungen der Zunge allein hervorgebracht wird, sondern dass die Unterbrechungen des Luftstromes das wesentliche Moment der Tonerzeugung sind. Würde ohne anblasenden Luftstrom die Zunge allein auf anderem



Wege, etwa elektromagnetisch, in Schwingung versetzt werden, so würde der Klang ihres Tones ein ganz anderer und sehr viel leiserer sein, da solche Schwingungen an die umgebende Luft nur schwach abgegeben werden. Einer solchen Fortleitung der Schwingungen an die Luft bedarf es beim Anblasen nicht, vielmehr entstehen dabei die Luftschwingungen durch die periodischen Unterbrechungen des Luftstromes. In ähnlicher Weise entstehen die Schwingungen in einer Sirene, in welcher eine mit Löchern versehene Scheibe den unterbrochenen Luftstrom erzeugt.

Statt der aus einer Metalllamelle bestehenden Zunge könnte man

auch einen an beiden Enden befestigten Kautschukstreifen über dem Spalt anbringen. Solche membranöse Zungen sind nun die beiden Stimmbänder des Kehlkopfes. Johannes Müller hat als Modell des

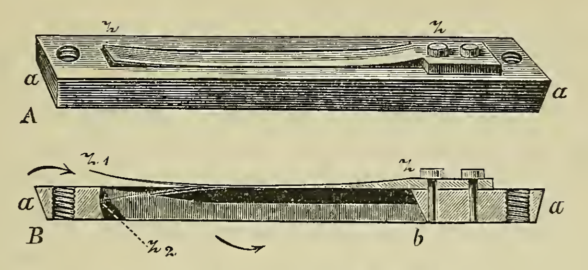


Fig. 102 B. Die Zunge der Pfeife.

Kehlkopfes den „künstlichen Kehlkopf" construirt, welcher (Fig. 103) aus einem Rohr besteht, welches an einem Ende beiderseits dachförmig abgeschrägt und daselbst mit zwei Kautschukmembranen gedeckt ist, die zwischen ihren Rändern einen schmalen Spalt einschliessen. Die beiden Membranen stellen die Stimmbänder vor, der Spalt die Stimmritze. Leitet man aus einem Blasebalg einen Luftstrom hindurch, so entsteht ein dem Ton einer Zungenpfeife und des Kehlkopfes ähnlicher Ton. Der Vorgang verhält sich so wie in einer Zungenpfeife. Der Luftstrom öffnet den Spalt und bringt die Membranen an ihren gespannten Rändern aus ihrer Gleichgewichtslage; indem sie zurückschwingen, verengern sie den Spalt wieder und unterbrechen den zugeführten Luftstrom. Dieser Vorgang wiederholt sich periodisch mit der Geschwindigkeit, in welcher die Membranen schwingen. Einfacher erscheint der Fall, wenn man sich eine Membran durch eine feste Wand ersetzt denkt und nur eine Membran schwingt; im Princip verhält sich aber die Sache bei zwei Membranen ebenso.

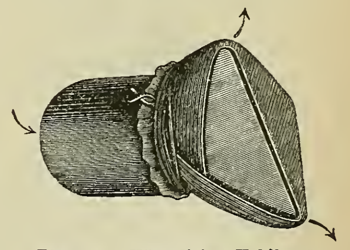


Fig. 103. Künstlicher Kehlkopf.

Am Kehlkopf sind demnach die Stimmbänder als membranöse Zungen zu betrachten, die Lungen als Blasebalg, die Luftröhre als Windrohr, der Raum des Kehlkopfes als Windkasten, und die Rachen-, Mund- und Nasenhöhle als Ansatzröhren. Die letzteren variiren die Klangfarbe des Tones.

Bau des Kehlkopfes. — Damit der Kehlkopf auf Stimmbildung eingestellt werde, und die erzeugten Töne eine verschiedene Höhe erhalten, ist es nothwendig, dass die Stimmbänder beweglich gegen einander seien und dass sie verschiedene Spannung und Gestalt annehmen können. Die hierzu dienende Einrichtung des Kehlkopfes ist folgende. Der Kehlkopf besteht aus dem Ringknorpel, den beiden Schildknorpeln und beiden Giessbeckenknorpeln, die in Fig. 104 im Profil in ihrer Lage zu einander schematisch dargestellt sind. Der Ringknorpel, Cartilago cricoidea (*cr*), schliesst sich an die Knorpelringe der Trachea an und besitzt hinten die nach oben ragende Siegel-

platte, auf welcher die Giessbeckenknorpel, C. arytaenoideae (*ar*), aufsitzen. Die beiden Schildknorpel, C. thyreoideae (*th*), welche vorne mit ihren Rändern zusammenstossen, umgreifen mit ihren unteren Hörnern seitlich den Ringknorpel und können sich in dem Gelenk daselbst (*a*) um eine von rechts nach links gehende Axe auf und abwärts drehen. Die beiden Giessbeckenknorpel haben im Allgemeinen die Gestalt einer unregelmässigen dreiseitigen Pyramide, ihre Basis ruht mit einer concaven Gelenkfläche auf den beiden convexen Gelenkflächen der Siegelplatte. Die letzteren sind länglich, von innen nach aussen schräg abwärts gerichtet und in dieser Richtung nur schwach gekrümmt. Die Gelenkfläche der Giessbeckenknorpel bedeckt nur einen Theil jener; dieselben können daher erstens auf den Gelenkflächen der Siegelplatte auf und abwärts gleiten, wobei sie sich einander nähern und von einander entfernen, sie können sich zweitens nach vorn und hinten neigen und sich drittens um ihre senkrechte Axe drehen, weil ihre Gelenkfläche von vorn nach hinten nicht so stark gekrümmt ist als die der Siegelplatte. Die Basis trägt nach vorn in den Binnenraum des Kehlkopfes ragend den Processus vocalis (*v*), an welchem

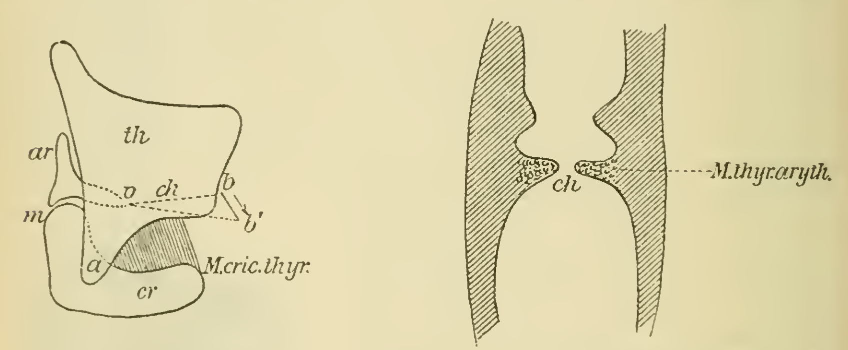


Fig. 104. Kehlkopf im Profil. Fig. 105. Frontaler Längsschnitt des Kehlkopfes.

jederseits das Stimmband (*ch*) entspringt, welches sich vorn an dem Schildknorpel unterhalb der Incisura thyr. ansetzt. Die abgerundete äussere Ecke der Basis des Giessbeckenknorpels ist der Processus muscularis (*m*), an welchen sich Muskeln ansetzen.

Die Wände des Kehlkopfes werden ausser durch die Knorpel durch Weichtheile gebildet, welche aus Bindegewebe, Muskeln, Nerven, Gefässen und der Schleimhaut bestehen. Ein frontaler Längsschnitt (Fig. 105) durch die Mitte des Kehlkopfes zeigt die Gestalt eines kuppelförmigen Raumes, oben begrenzt von den wahren Stimmbändern (*ch*). Ueber diesen befinden sich die wulstigen falschen Stimmbänder und zwischen ihnen die Ventriculi Morgagni. Die innere Fläche des Kehlkopfes ist mit der Schleimhaut bekleidet, welche wie der ganze Respirationstraktus ein cylindrisches Flimmerepithel trägt. Die Stimmbänder bestehen aus elastischem, sehr dehnbarem Gewebe, und zeichnen sich durch ihre gelbe Farbe aus. Sie begrenzen die Glottis mit scharfem Rande, haben daher eine prismatische Gestalt und schliessen in ihrem Innern Muskelgewebe ein.

Die Stimmritze kann durch die Beweglichkeit der Giessbecken-

knorpel verschiedene Gestalt und Weite annehmen. Man unterscheidet an der Stimmritze den vorderen, von den membranösen Stimmbändern begrenzten Theil, die Glottis vocalis oder membranacea und den hinteren kürzeren, von den beiden inneren Seiten der Giessbeckenknorpel begrenzten Theil, die sogen. Glottis respiratoria der älteren Anatomen, welche aber besser Glottis cartilaginea genannt wird. Beim ruhigen Athmen ist die Glottis in beiden Theilen ad maximum erweitert, wie Fig. 106 angiebt (Projection eines horizontalen Querschnitts durch die Basis der Giessbeckenknorpel auf die Ebene der Stimmritze). Früher glaubte man, dass die Athemluft nur durch den hinteren Theil der Stimmritze streiche und dass diese hierbei die Gestalt der Fig. 107 besässe, bei welcher die Processus vocales und die Stimmbänder sich berühren und die Giessbeckenknorpel einen dreieckigen Raum offen lassen. Eine solche Form nimmt aber die Stimmritze während des Lebens nie an, vielmehr zeigt sie, wie die Beobachtung mit dem Kehlkopfspiegel lehrt, eine rautenförmige Figur, so dass die Processus vocales so weit als möglich von einander abstehen.

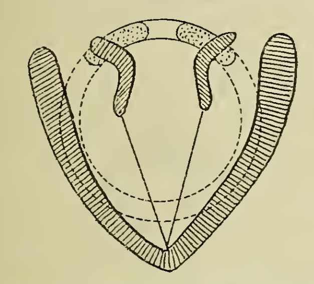


Fig. 106. Querschnitt des Kehlkopfes durch die Stimmbänder. Offene Stimmritze.

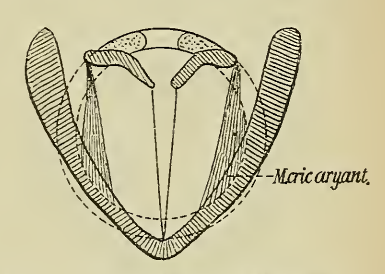


Fig. 107. Stimmritze vorne geschlossen, hinten offen.

In dieser Lage sind die Giessbeckenknorpel weit von einander entfernt, auf den schrägen Gelenkflächen der Siegelplatte abwärts gerückt und mit ihren Stimmfortsätzen nach aussen um die senkrechte Axe gedreht (Fig. 106). Während des Athmens findet bei der Inspiration eine geringe Erweiterung, bei der Exspiration eine geringe Verengerung statt (s. S. 121).

Sobald ein Ton in dem Kehlkopf erzeugt wird, nimmt die Stimmritze in ihrer ganzen Ausdehnung die Form einer engen Spalte an. Fig. 108 zeigt die Lage der Giessbeckenknorpel in diesem Falle. Dieselben sind einander genähert, so dass sie sich mit ihren inneren Rändern und den Processus vocales nahezu berühren. Ist die Glottis cartilaginea nicht ganz geschlossen, so hat die Stimmritze eine schmale lanzettförmige Gestalt.

Ausser durch diese Bewegungen der Giessbeckenknorpel kann die Stimmritze auch durch das Vor- und Zurückneigen derselben verändert werden. Neigen sich diese Knorpel nach hinten, wobei die Processus vocales sich heben, so erweitert sich die Stimmritze; neigen sie sich nach vorn, so verengert sich dieselbe.

Die verschiedene Form der Stimmritze und die verschiedene Spannung und Länge der Stimmbänder wird durch eine Anzahl von Muskeln im Innern des Kehlkopfes hervorgebracht, welche an die Knorpel angreifen.

Die Muskeln, welche die Lage der Stimmbänder verändern und der Stimmritze verschiedene Form ertheilen, verbinden den Ringknorpel mit den Giessbeckenknorpeln und diese unter einander. Es sind folgende:

1. Der Musculus cricoarytaenoideus posticus, entspringt an der hinteren Fläche des Ringknorpels und setzt sich mit seinen convergirenden Fasern an den Processus muscularis des Giessbeckenknorpels an (Fig. 109). Bei der Contraction dreht er den Process. muscul. nach hinten und innen, den Process. vocal. demnach nach aussen, und zugleich rückt er die Giessbeckenknorpeln auf ihren schrägen Gelenkflächen nach abwärts und aussen; dieser Muskel ist daher der Erweiterer der Stimmritze; dieselbe nimmt dabei die Form von Fig. 106 an. Die tieferen Fasern ziehen den Knorpel mehr nach abwärts, die höheren drehen ihn um die senkrechte Axe.

2. Der M. cricoarytaenoideus anticus s. lateralis, entspringt vom oberen Rande und der inneren Fläche der Seitentheile des Ringknorpels (Fig. 107) und geht nach hinten und oben an den Process. muscul. und die Vorderfläche des Giessbeckenknorpels. Er ist demnach ein Antagonist des vorigen, indem er die Process. muscul. nach vorn und aussen, die Process. vocales somit nach innen dreht. Er schliesst die

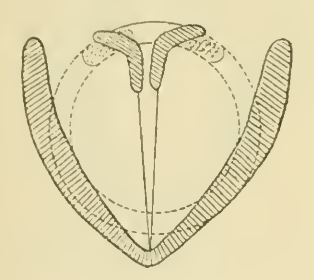


Fig. 108. Geschlossene Stimmritze.

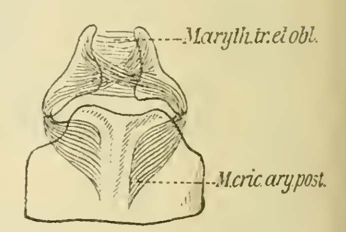


Fig. 109. Hintere Seite des Kehlkopfes (ohne Schildknorpel).

Glottis membranacea und öffnet die Glottis cartilaginea in Form einer dreieckigen Oeffnung, wie Fig. 107 zeigt. Doch wie schon bemerkt, kommt diese Stellung der Stimmbänder während des Lebens nicht vor; denn der Muskel contrahirt sich nie allein, sondern bei Glottisschluss gemeinsam mit den nächstfolgenden Muskeln.

Es ist ausserdem auch angenommen worden, dass dieser Muskel gemeinsam mit dem M. cricoarytaen. post. als Erweiterer der Stimmritze agiren könne, weil durch den Zug seiner Fasern die Giessbeckenknorpel auf ihren Gelenkflächen nach unten und aussen rücken. Denkt man sich in Fig. 107 bei der gegebenen Lage der Stimmbänder die Wirkung des Posticus hinzutretend, so wird aus beiden Zugrichtungen eine Componente übrig bleiben, welche die Giessbeckenknorpel in allen Theilen von einander entfernt.

3. Die Mm. arytaenoidei transversi und obliqui (Fig. 109) verbinden die hinteren Flächen der Giessbeckenknorpel mit einander. Durch ihre Zusammenziehung nähern sie die beiden Knorpel und drehen sie um ihre Längsaxe mit den Process. vocal. nach aussen. Ist daher die Glottis membran. durch den M. cricoary. ant. geschlossen, so schliessen sie die Glottis cartilaginea, und wirken mit diesem Muskel zusammen als Verengerer der ganzen Stimmritze.

Diejenigen Muskeln, welche die Stimmbänder spannen und erschlaffen, verbinden den Ringknorpel mit dem Schildknorpel und letzteren mit den Giessbeckenknorpeln. Diese sind:

1. Der M. cricothyreoideus (Fig. 104), welcher von der vorderen Fläche und dem oberen Rande des Ringknorpels entspringt und sich an den unteren Rand der Schildknorpelplatte ansetzt, indem seine Fasern von unten und innen nach oben und aussen gerichtet sind. Wenn der Ringknorpel das Punctum fixum bildet, so dreht der Muskel bei seiner Contraktion den Schildknorpel um die durch die unteren Hörner gehende horizontale Axe (*a*), der vordere Insertionspunkt des Stimmbandes (*b*) rückt nach unten und vorn (nach *b'*) und das Stimmband wird gespannt.

Da durch die Spannung der Stimmbänder die Giessbeckenknorpel nach vorn gezogen werden, so kann der M. cricoaryt. post. durch Zurückziehen derselben die Wirkung des Spannmuskels verstärken.

2. Der M. thyreoarytaenoideus (Fig. 105, im Querschnitt), welcher innerhalb der Stimmbänder liegt. Seine Fasern laufen parallel den Rändern der Stimmbänder, entspringen vom Processus vocalis und der vorderen Fläche der Giessbeckenknorpel und gehen an den Schildknorpel. Sie füllen den prismatischen Raum innerhalb der Stimmbänder aus; man hat auch eine äussere und innere Partie des Muskels unterschieden, die aber nicht von einander getrennt sind. Dieser Muskel ist der Antagonist des vorigen, er hebt den Schildknorpel und dreht ihn nach hinten, so dass die Stimmbänder erschlaffen.

Wenn man den Ringknorpel als Punctum fixum der Bewegungen des Kehlkopfs ansieht, so kann man ihn als Grundknorpel bezeichnen, die Giessbeckenknorpel, deren Bewegung die Stimmbänder einstellt, als Stellknorpel und den Schildknorpel, dessen Bewegung die Stimmbänder spannt, als Spannknorpel (Ludwig). Es ist indess auch behauptet worden, dass der Schildknorpel den festen Punkt der Bewegung bilde, und dass bei der Contraktion des M. cricothyreoid. der Ringknorpel vorn gehoben und die Giessbeckenknorpel nach hinten gezogen würden (Jelenfy). Jedoch ist nicht recht ersichtlich, dass der Schildknorpel durch Muskel- oder elastische Kraft stärker fixirt werden könne, als der Ringknorpel durch seine feste Verbindung mit der Trachea.

Beobachtung des lebenden Kehlkopfes. — In Fällen von Luftröhrenwunden oder offenen Wunden zwischen Zungenbein und Kehlkopf hat man am lebenden Menschen das Verhalten des Kehlkopfes und der Stimmbänder beobachten können. Man hat festgestellt, dass die Stimme nur durch die Vibrationen der wahren Stimmbänder erzeugt wird. Mit Hilfe des Kehlkopfspiegels kann man unter normalen Verhältnissen die Vorgänge im Kehlkopf gut beobachten. Dieses Instrument, von dem Sänger Garcia zuerst angegeben und von Czermak zu wissenschaftlichem Gebrauch vervollkommnet, ist nach dem Muster des Augenspiegels construirt; es hat für die Untersuchung der Kehlkopfkrankheiten eine grosse Bedeutung erlangt. Dasselbe besteht, wie Fig. 110 zeigt, im Wesentlichen aus einem kleinen an einem Stiel befestigten Planspiegel *p*, welcher durch den geöffneten Mund in die Rachenhöhle unter etwa 45° gegen die Senkrechte geneigt vorgeschoben wird, so dass er die Wandungen nicht berührt und die spiegelnde Fläche dem Kehlkopf zuwendet. Die Strahlen einer Lampe *L* fallen

auf den in der Mitte durchbohrten Hohlspiegel *S*, werden von diesem concentrirt auf den Planspiegel reflectirt und von hier auf den Kehlkopfseingang geworfen. Die Bilder, welche man erhält, sind nach Czermak folgende:

1. Beim ruhigen Athmen ist der grösste Theil der Stimmritze von der Epiglottis (*e*) verdeckt (Fig. 111 *A*), welche von oben gesehen verkürzt erscheint. Man sieht nur den hinteren Theil der weit geöffneten Stimmritze, welche hinten von dem Schleimhautwulst zwischen den Giessbeckenknorpeln und seitlich von den auf den Knorpeln liegenden Santorini'schen Knötchen (*s*) begrenzt wird.

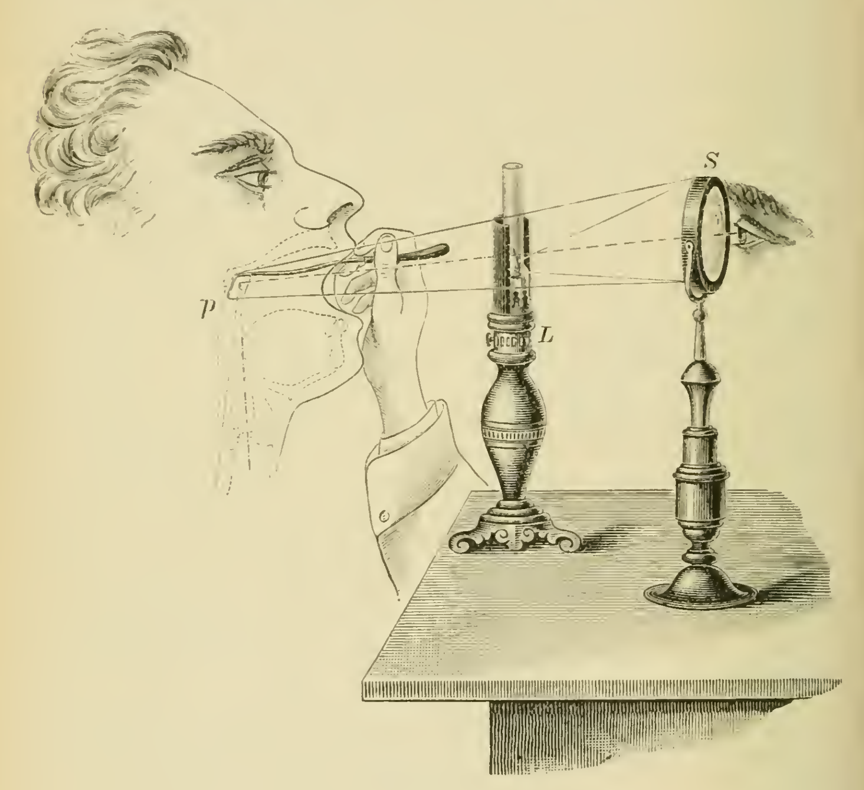


Fig. 110. Kehlkopfspiegel von Czermak.

2. Lässt man den Vocal ä oder i aussprechen, so geht die Zungenwurzel nach unten und der Kehldeckel hebt sich, so dass man den grössten Theil der weit geöffneten Stimmritze bei der nachfolgenden ruhigen Athmung sieht, solange die Zunge in der angenommenen Lage verharrt. Die Glottis ist also bei ruhiger Athmung weit geöffnet. Die Santorini'schen Knötchen stehen weit von einander ab, zwischen diesen und der Epiglottis erscheinen die Ligamenta aryepiglottica, auf denen sich ein rundlicher Schleimhautwulst bildet.

3. Bei der Stimmbildung richten sich die Giessbeckenknorpel, welche in der Ruhelage nach vorn geneigt sind, auf und nähern sich einander bis zur innigen Berührung. Man kann diesen Vorgang beim

Aussprechen von h langsam erfolgen lassen. Werden tiefe Töne angegeben, so verdeckt die Epiglottis die ganze Stimmritze (Fig. 111 *B*), indem die Giessbeckenknorpel nach vorn unter den Rand der Epiglottis rücken. Man sieht nur den zwischen den Santorini'schen Knötchen liegenden Spalt der Glottis cartilaginea.

Werden dagegen hohe Töne angegeben, so rückt die Epiglottis nach vorn und oben und gestattet den Einblick (Fig. 111 *C*). Bei der Erzeugung der schrillsten Töne ist die Glottis linienförmig verengt. Man sieht die wahren Stimmbänder (*a*) in ihrer ganzen Ausdehnung, durch ihre gelbliche Farbe ausgezeichnet. Aussen von ihnen, durch eine Furche, den Ventr. Morgagni entsprechend, getrennt, liegen die falschen Stimmbänder (*b*). Die Giessbeckenknorpel sind hoch aufgerichtet und an einander gepresst. Alle Theile befinden sich im Zustande der höchsten Spannung. Die Giessbeckenknorpel bilden mit den Ligam. aryepiglott. und der Epiglottis ein kurzes straffes Ansatzrohr über der

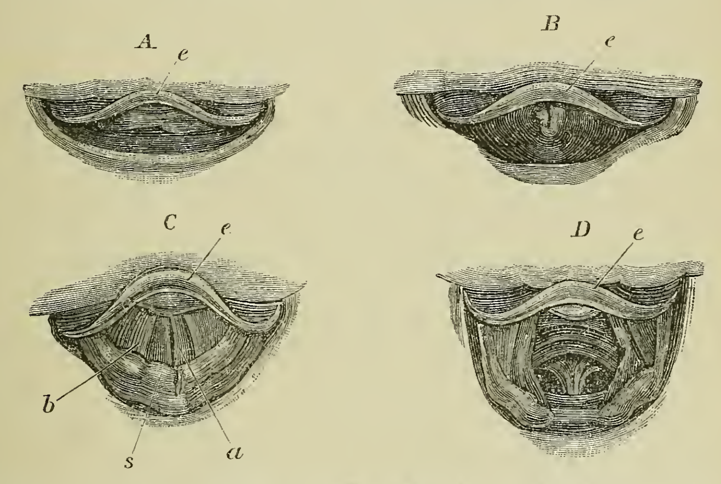


Fig. 111. Spiegelbilder des Kehlkopfes nach Czermak: *e* Epiglottis, *a* wahre Stimmbänder, *b* falsche Stimmbänder, *s* Santorini'sches Knötchen.

Glottis. Die Epiglottis (*e*) ist weit aufgerichtet, man sieht einen Theil ihrer hinteren Fläche, so dass ihr Bild einem Napoleonshut gleicht. Bemerkenswerth ist ein unter ihr liegender Schleimhautwulst, welcher auf die Insertionsstelle der Stimmbänder drückt.

4. Wenn in dieser Stellung plötzlich inspirirt wird, so öffnet sich die Glottis, indem die Processus vocales aus einander weichen, und nimmt eine rautenförmige Gestalt an. Bei der Wiederverengerung können die Ränder der Glottis nach innen geknickt erscheinen, wenn die Processus vocales sich nähern, während die Giessbeckenknorpel noch von einander abstehen. Ist die Inspiration eine sehr tiefe, so öffnet sich die Glottis ad maximum (Fig. *D*), indem die Giessbeckenknorpel weit aus einander weichen. Bei dieser Einstellung des Kehlkopfes kann man bis zur Bifurcationsstelle der Trachea sehen. Man übersieht in dieser Lage die Begrenzung der Ansatzröhre über der Glottis vollständig. In den Ligam. aryepiglott. kommen noch die Wrisberg'schen Knötchen zum Vorschein.

Aus diesen Beobachtungen folgt nebenbei, dass die alte Eintheilung in Glottis vocalis und respiratoria keinen Sinn hat. Die Glottis membranacea und cartilaginea machen immer gemeinsame Bewegungen, niemals ist die Glottis cartilaginea allein geöffnet.

5. Der Verschluss der Stimmritze lässt sich am besten beobachten, wenn man beim Erzeugen des höchsten Tones plötzlich die Stimme abbricht und einen kräftigen Exspirationsdruck unterhält. Die Giessbeckenknorpel werden mit ihren Innenflächen und den Process. vocal. fest an einander gepresst, so dass sich die Ränder der Stimmbänder berühren. Die falschen Stimmbänder schmiegen sich den wahren bis zum Verschwinden der Ventric. Morgagni an und nähern sich einander. Der Kehldeckel wird mit seinem convex vorspringenden Wulst auf die geschlossene Glottis fest aufgedrückt, welcher sich über die verengte Glottis spuria legt und bis an die Giessbeckenknorpel reicht. Dieser Wulst verdeckt so den Eingang der Glottis vollständig. Diese Bewegungen geschehen durch die Muskelfasern der Ligament. aryepiglott.; daraus erklärt es sich, woher die Glottis einem sehr beträchtlichen Exspirationsdruck widerstehen kann.

Tonbildung im Kehlkopf. — Es ist schon lange bekannt, dass man beim Durchblasen von Luft durch die Luftröhre und den Kehlkopf von Thieren Töne erzeugen kann. Genaue Versuche über die Entstehung der Töne im Kehlkopf menschlicher Leichen beim Anblasen derselben sind zuerst von *Johannes Müller* angestellt worden. Der Kehlkopf wird mit seiner hinteren Fläche durch ein um den Ringknorpel gehendes Band an einem Brette befestigt. Der Kehldeckel, die Spitzen der Giessbeckenknorpel und die falschen Stimmbänder, welche bei der Tonerzeugung nicht mitschwingen, werden entfernt, so dass man die wahren Stimmbänder gut beobachten kann. Durch die Basen der beiden Giessbeckenknorpel wird ein Pfriemen horizontal hindurchgesteckt und beiderseits am Brett befestigt, so dass man diese Knorpel auf dem Pfriemen einander nähern und von einander entfernen kann, und die Luftröhre wird mit einem Rohr verbunden, durch welches man einen Luftstrom einleitet. Um den Stimmbändern verschiedene messbare Spannung zu geben, hängt man an der Incisura des Schildknorpels eine Waagschale an, auf welche man Gewichte auflegt, oder man löst das Gelenk zwischen Schild- und Ringknorpel und befestigt am Schildknorpel eine Schnur, welche horizontal über eine Rolle geht und eine Waagschale trägt.

Johannes Müller constatirte, dass die Stimmbänder am leichtesten ansprechen, wenn der hintere knorpelige Theil der Stimmritze geschlossen ist, schwerer, wenn er auch einen Spalt bildet, und gar nicht, wenn er ganz offen ist. Die Weite der Glottis hat innerhalb der Grenzen, bei denen überhaupt ein Ton entsteht, keinen Einfluss auf die Tonhöhe. *Die Tonhöhe hängt einzig und allein von der Spannung und Länge der Stimmbänder ab.* J. *Müller* konnte in einem solchen Versuche durch Veränderung der Spannung Töne innerhalb $2\frac{1}{2}$ Octaven von ais bis dis''' durch wachsende Belastung von $\frac{1}{2}$—37 Loth (8,3—614,2 g) erzeugen — eine Tonskala, welche ungefähr der menschlichen Stimme entspricht. Die Akustik lehrt, dass die Tonhöhen, resp. Schwingungszahlen, der gespannten Saiten bei gleicher Länge (cet. par.) den Quadratwurzeln aus der Spannung proportional

sind ($n = K\sqrt{s}$). Die Tonhöhe der Stimmbänder richtet sich nicht genau nach diesem Gesetz, sondern es bleibt die Tonhöhe derselben mit wachsender Spannung hinter der berechneten erheblich zurück. Das erklärt sich daraus, dass die Gestalt der Stimmbänder durch ihre Ausdehnung in der Breite erheblich von der einer linearen Saite abweicht und dass mit zunehmender Dehnung die Länge derselben zunimmt. Auch ohne alle äussere Spannung können in dem Kehlkopf tiefe Töne erzeugt werden, woraus hervorgeht, dass in der Ruhelage eine gewisse elastische Spannung im Kehlkopf herrscht. Während die Wirkung des M. cricothyreoideus durch Vorwärts- und Abwärtsdrehung des Schildknorpels nachgeahmt werden kann, kann man auch die des Erschlaffers, des M. thyreoarytaenoideus durch Zurückdrängen des Schildknorpels ersetzen, wobei noch tiefere Töne hervorgebracht werden. J. Müller gab ferner an, dass die Tonhöhe unabhängig davon sei, ob sich der knorpelige Theil der Stimmbänder an der Bildung der Glottis betheilige, oder ob er ganz geschlossen sei. Dieser Satz ist aber nicht auf den lebenden Kehlkopf anwendbar, denn in dem Müllerschen Versuch sind die Knorpel so fixirt, dass sie nicht mitschwingen können. Nach Beobachtungen mit dem Kehlkopfspiegel (Garcia und Andere) dagegen sieht man, dass bei tieferen Tönen, namentlich denen der Bruststimme, auch die Glottis cartilaginea spaltförmig offen ist. Es ist daher anzunehmen, dass auch der knorpelige Theil der Stimmbänder mitschwingt und Einfluss auf die Tonhöhe besitzt.

Im Kehlkopf des Lebenden wird daher die Tonhöhe auf folgende Weise variirt. Bei den tiefen Tönen bildet die ganze Stimmritze einen Spalt, die Stimmbänder schwingen in ihrer ganzen Länge sammt den mit ihnen verbundenen frei beweglichen Giessbeckenknorpeln, welche als träge Masse die Tonhöhe herabsetzen. Sie wirken in diesem Falle ebenso wie kleine Gewichte, welche man auf die Zinken einer Stimmgabel setzt, um den Ton zu erniedrigen. Um bei dieser Einstellung die tiefsten Töne zu erzeugen, werden durch den M. thyreoarytaenoideus Schildknorpel und Giessbeckenknorpel einander genähert, so dass die Spannung der Stimmbänder abnimmt. Höhere Töne werden bei dieser Einstellung durch Anspannung der Stimmbänder bis zu einer gewissen Grenze mit Hilfe des M. cricothyroideus hervorgebracht. Nun kann aber zweitens die Tonhöhe noch weiter durch Verkürzung der Stimmritze gesteigert werden, indem die Giessbeckenknorpel die Glottis cartilaginea gänzlich abschliessen, so dass nur die Bänder der Glottis vocalis in Schwingung gerathen. Diese Einstellung geschieht durch stärkere Anspannung der Mm. arytaenoidei und cricoarytaenoidei antici; dieselbe bildet gewissermassen ein zweites höheres Register des Kehlkopfes. Durch wechselnde Spannung und Erschlaffung der Bänder kann nun in diesem Register eine umfangreiche Tonskala hervorgebracht werden, deren tiefere Töne mit den höheren Tönen des ersten Registers gleiche Tonhöhe haben, die sich aber durch ihre Klangfarbe (s. unten) von einander unterscheiden. Es ist auch behauptet worden, dass ausserdem noch Verkürzungen der schwingenden Stimmbänder eintreten könnten, indem die Process. vocales sich allmählig scheerenartig schliessen sollten (Garcia, Grützner).

Dass die Tonhöhe hauptsächlich durch verschiedene Anspannung der Stimmbänder verändert wird, kann man auch äusserlich am Kehl-

kopfe beobachten, wenn man den Finger in den Spalt zwischen Schild- und Ringknorpel einlegt und eine Tonleiter singt. Man fühlt dabei deutlich, wie dieser Spalt bei hohen Tönen enger, bei tiefen breiter wird.

Von Einfluss auf die Tonhöhe ist in geringem Maasse die Stärke des Luftstromes. Man kann sowohl an dem künstlichen Kehlkopfe, wie an dem Müller'schen Präparate beobachten, dass bei der Verstärkung des Tones derselbe etwa um ein halbes Intervall in die Höhe geht, und zwar dadurch, dass der Luftdruck die mittlere Spannung der Stimmbänder etwas erhöht. Beim Gesang kommt dieser Umstand wesentlich in Betracht, denn die Schwierigkeit eines guten Crescendo und Decrescendo beruht darauf, die Spannung der Stimmbänder dabei constant zu erhalten, also beim Crescendo die aktive Spannung allmählig zu vermindern, beim Decrescendo sie zu vermehren.

Die Stärke des Anblasens hat man bei Gelegenheit von Trachealfisteln am Menschen durch Verbindung der Trachea mit einem Wassermanometer gemessen (Cagniard-Latour), und beim Sprechen und Singen zu 160 mm Wasser gefunden. Beim Schreien verstärkt sich der Druck bis auf 945 mm Wasser.

Die Abmessung der Tonhöhen beim Singen geschieht mit Hilfe des Muskelgefühls in den Spannmuskeln des Kehlkopfes. Beim Erlernen des Gesanges kommt es daher auf die Ausbildung eines feineren Muskelgefühls in diesen an, wobei das Gehör die Richtigkeit der jedesmaligen Muskelspannung prüft.

Brust- und Fistelstimme. — Man unterscheidet bei jeder Singstimme zwei Register, die Brust- und die Fistelstimme. Die tiefsten Töne werden nur mit Brust-, die höchsten nur mit Fistelstimme gesungen, eine mittlere Tonskala kann auf beiden Registern angegeben werden. Auf dem plötzlichen Uebergang von Brust- in Fistelstimme bei ein- und demselben Tone beruht das Jodeln der Gebirgsbewohner. Bei der männlichen Stimme ist der Unterschied beider Register stärker ausgeprägt als bei der weiblichen. Die Bruststimme hat einen volleren, kräftigeren Klang als die Fistelstimme. Bei den Brusttönen fühlt man eine starke Mitschwingung der Brustwandungen (Fremitus pectoralis), welche bei der Fistelstimme (daher auch Kopfstimme) fehlt oder schwach ist. Der Unterschied beider Register besteht nach J. Müller und Lehfeldt darin, dass bei der Bruststimme die Stimmbänder dicker sind und in grösserer Ausdehnung nach beiden Seiten hin mitschwingen, bei der Fistelstimme dagegen sich verschmälern und nur mit ihren feinen Rändern (Stimmbandlippen) schwingen. Die Aenderungen in der Dicke der Stimmbänder können wohl durch Contraktion der schräg verlaufenden Fasern des M. thyreoaryth. verursacht werden. Dazu kommt, dass bei der Bruststimme die Glottis cartilaginea wahrscheinlich offen, bei der Fistelstimme aber geschlossen ist (Mandl). Bei der Bruststimme schwingen daher weit mehr träge und feste Massen mit als bei der Fistelstimme. Beim Singen eines Fisteltones fühlt man im Kehlkopfe eine stärkere Anspannung. Mit dem Kehlkopfspiegel sieht man, dass die Epiglottis gehoben und die Ligam. aryepiglott. straff angespannt sind; die falschen Stimmbänder sind den wahren genähert und scheinen denselben fest anzuliegen; die Glottis vocalis bildet einen elliptischen Spalt. Die

Bruststimme erfordert einen stärkeren Druck als die Fistelstimme, kann aber einen länger dauernden Ton erzeugen als diese.

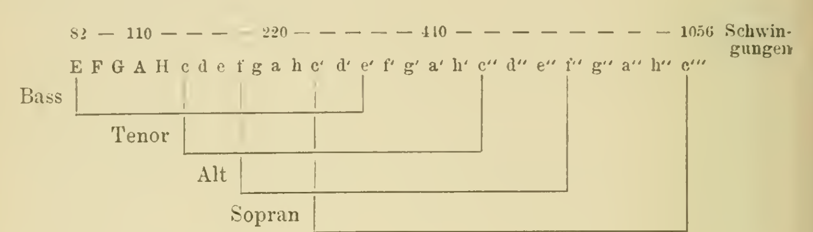
Bewegung des Kehlkopfes. — Der Kehlkopf macht bei der Stimmbildung auch in toto Bewegungen nach auf- und abwärts, wie man leicht an sich selbst beobachten kann. Er steigt mit zunehmender Tonhöhe nach oben und senkt sich bei tieferen Tönen über seine Gleichgewichtslage nach unten. Die Hebung geschieht durch die Mm. stylohyoidei und hyothyreoidei, die Senkung ausser durch die Schwere durch die Mm. sternohyoidei, omohyoidei und sternothyreoidei. Auch die Lage der Zunge in der Mundhöhle hat auf die Stellung des Kehlkopfes Einfluss; beim Zurückziehen der Zunge senkt sich der Kehlkopf, beim Vorbewegen derselben hebt er sich, wobei zugleich die Resonanz der Mundhöhle auf verschiedene Tonhöhen hergestellt wird. Diese Bewegung des Kehlkopfes trägt offenbar zur Abstimmung desselben auf verschiedene Tonhöhen nicht unwesentlich bei. Je mehr der Kehlkopf gehoben wird, um so stärker werden die Wände der Trachea und des Kehlkopfes gespannt, je mehr er sich senkt, desto mehr erschlaffen sie, und somit wird ihre Spannung der jedesmaligen Spannung der Stimmbänder möglichst angepasst. Dieser Umstand unterstützt nicht nur die Zugkraft der Spannmuskeln, sondern erhöht auch die Resonanz der Wandungen des Kehlkopfes. Daraus erklärt sich die Neigung, beim Singen sehr hoher Töne den Kopf nach hinten zu legen.

Charakter der Stimme. — Man unterscheidet nach Alter und Geschlecht drei Charaktere der Stimme, die männliche, die weibliche, die kindliche Stimme. Dieselben unterscheiden sich durch ihre Klangfarbe und Tonlage von einander. Die männliche Stimme hat eine tiefere Tonlage als die weibliche und klingt kräftiger als diese, wahrscheinlich desshalb, weil sie, ähnlich dem Klang der Pfeifen mit aufschlagenden Zungen, eine grössere Reihe von Obertönen enthält als die weibliche. Der weiblichen in Tonlage und Klangfarbe ähnlich ist die kindliche Stimme. Diese Unterschiede sind auf die Dimensionen des Kehlkopfes, insbesondere der Stimmbänder zurückzuführen. Der männliche Kehlkopf ist grösser als der weibliche, die Schildknorpel treten beim Manne als Pomum Adami stark hervor; die mittlere Länge der Stimmbänder des Mannes beträgt in der Ruhe 18 mm, bei der stärksten Spannung 23 mm, die des Weibes in der Ruhe 12 mm, gespannt 15 mm, bei älteren Kindern etwa 10 und 14 mm (J. Müller). Die Stimmbänder des Mannes müssen daher bei gleicher Spannung einen tieferen Ton als die des Weibes oder des Knaben erzeugen. Die Klangfarbe ist bei gleicher Tonhöhe desshalb eine andere, weil mit der Grössenzunahme des Kehlkopfes mehr träge Massen in Mitschwingung versetzt werden und hierdurch die Zahl und Lage der Obertöne (s. 12. Cap. C. 2. b) beeinflusst wird.

Im Alter der Pubertät geht die Knabenstimme in die männliche Stimme über, indem in dieser Periode „des Mutirens“ der Kehlkopf sehr stark wächst. In dieser Zeit schlägt die Stimme leicht aus einer Tonlage in eine andere um, weil das Muskelgefühl in den Spannmuskeln ein unsicheres geworden ist. Dasselbe muss sich erst durch Erfahrung und Uebung nach vollendetem Wachsthum wieder vervollkommnen.

Zwischen der Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane zur Reife und dem Wachsthum des Kehlkopfes besteht demnach eine merkwürdige Beziehung, welche wahrscheinlich durch das Nervensystem vermittelt wird; denn es ist bekannt, dass bei Castraten die Stimme den Klang der Knabenstimme behält, weil der Kehlkopf im Wachsthum zurückbleibt.

Umfang derselben. — Der Umfang der menschlichen Stimme beträgt gewöhnlich zwei Octaven, kann aber bei ausgezeichneten Sängern und Sängerinnen auf drei Octaven steigen. In Bezug auf die Tonlage theilt man in der Musik die männlichen Stimmen ein in Bass und Tenor, die weiblichen in Alt und Sopran. Der mittlere Umfang dieser Stimmen wird in der Tonskala durch folgendes Schema nach J. Müller angegeben, dessen Grenzen natürlich mannigfach schwankend sind.



Zwischen Bass und Tenor liegt Bariton, zwischen Alt und Sopran der Mezzosopran. Berühmte Sängerinnen erreichen noch das f''' und a''' (1760 Schwingungen); der tiefste vorkommende Basston ist etwa das A_1 (55 Schwingungen).

Mundpfeifen. — Ausser durch den Kehlkopf können auch durch das „Mundpfeifen" reine Töne erzeugt werden. Hierbei spielen die einander genäherten Lippenränder die Rolle von Zungen, während die Mundhöhle den Windkasten bildet; die Spannung der Lippenränder variirt die Tonhöhe, während die Mundhöhle auf diesen Ton durch Vor- und Rückwärtsbewegen der Zunge und der Lippen abgestimmt wird, wodurch sich der Ton durch Resonanz verstärkt. Je höher der Ton ist, desto mehr verkleinert sich die Mundhöhle, je tiefer der Ton, desto grösser wird sie. Beim Blasen der Hörner, die nur aus einem trichterförmigen Rohr bestehen, dienen die Lippen des Blasenden ebenfalls als Zungen, wobei wiederum die Mundhöhle den Windkasten, das Horn dagegen ein Ansatzrohr bildet. (Andere Blasinstrumente besitzen theils veränderliche Ansatzröhren, theils Zungen.)

b) Die Erzeugung der Sprache.

Die Sprache lässt sich in „Sprachlaute" zerlegen, welche man in zwei grössere Gruppen, Vokale und Consonanten, eintheilt. Diese schon alte grammatikalische Eintheilung lässt sich physikalisch und physiologisch begründen. Die Vokale sind physikalisch betrachtet Klänge, die Consonanten sind Geräusche. Beide kommen durch die Betheiligung der Rachen-, Mund- und Nasenhöhle zu Stande, welche die Rolle von Ansatzröhren spielen.

Die Vokale. — Wenn wir bei geöffnetem Munde irgend einen Ton singen, so besitzt derselbe immer einen Vokalklang. Die Töne des todten Kehlkopfes dagegen besitzen diesen Charakter nicht, wenn man alle Theile oberhalb der wahren Stimmbänder entfernt hat. Auch wenn wir bei geschlossenem Munde einen Ton angeben, so dass die Luft nur durch die Nase entweicht, vermissen wir den Vokalklang, indem der Klang den Charakter eines m oder n annimmt. Die Mundhöhle ist daher bei der Hervorbringung der Vokale hauptsächlich betheiligt.

In der Akustik unterscheidet man Ton und Klang. Ein einfacher Ton entsteht durch pendelartige Schwingungen elastischer Körper. Gesellen sich zu einem Grundton noch eine Reihe von Obertönen hinzu, so entsteht ein Klang. Bei allen musikalischen Instrumenten, wie auch bei der menschlichen Stimme ist der entstehende Klang aus einem Grundton und einer Reihe harmonischer Obertöne zusammengesetzt, deren Schwingungszahlen in dem Verhältniss der ganzen Zahlen wie 1 : 2 : 3 : 4 ...... stehen. Der erste Oberton ist daher die Octave, der zweite die Duodecime, der dritte die zweite Octave u. s. w. des Grundtones (s. 12. Cap. C. 2. b). Die besondere Klangfarbe der verschiedenen musikalischen Instrumente, wie die der menschlichen Stimme beruht darauf, dass sich zu dem Grundtone derselben eine wechselnde Zahl von Obertönen in wechselnder Stärke hinzugesellt.

Die Stimme des Kehlkopfes ist nun ein Klang, welcher ausser dem Grundtone eine ansehnliche Zahl von Obertönen enthält, wie dies auch bei allen Zungenpfeifen der Fall ist. Setzt man auf eine Zungenpfeife ein Ansatzrohr auf, welches auf einen dieser Obertöne abgestimmt ist, so wird dieser Oberton in dem Klange der Pfeife durch Resonanz verstärkt, und die Klangfarbe der Pfeife wird dadurch eine andere. So kann man durch Aufsetzen verschiedener Ansatzröhren die Klangfarbe der Pfeife ändern.

Das menschliche Stimmorgan zeichnet sich vor den musikalischen Instrumenten dadurch aus, dass es innerhalb gewisser Grenzen einen Ton auf einen beliebigen Vokal hervorbringen kann. Aber auch die Klänge der Instrumente nehmen oft annähernd einen Vokalcharakter an. Dass die Vokale selbst Klänge sind, geht schon daraus hervor, dass sie nachklingen, wenn man sie gegen den Resonanzboden eines Klaviers bei aufgehobener Dämpfung der Saiten singt. Es tritt dann durch Resonanz eine Zerlegung des Klanges ein, indem Grundton und Obertöne die auf sie abgestimmten Saiten in Mitschwingung versetzen.

Beim Aussprechen der Vokale nimmt die Mundhöhle mannigfache Formen an, so dass jedem Vokal eine bestimmte Gestalt derselben zukommt. Diese Einstellung der Mundhöhle wird durch Bewegung der Lippen, der Zunge, des Gaumensegels und der Kiefer hervorgebracht. Das Ansatzrohr des Kehlkopfes beginnt mit dem becherförmigen Aditus laryngis, welcher von der Epiglottis, den Giessbeckenknorpeln und den Ligam. aryepigl. eingeschlossen ist und in den Rachenraum übergeht. Dieser ist für gewöhnlich beim Sprechen der Vokale durch den Arcus pharyngopalat. gegen die Nasenhöhle abgeschlossen, so dass die Luft nur durch die Mundhöhle entweicht; nur beim Nasaliren öffnet sich die Gaumenklappe mehr oder weniger.

Die Formen der Mundhöhle beim Aussprechen der Vokale sind nach den Beobachtungen von Brücke, Czermak, Helmholtz folgende:

Das A (Fig. 112).

Die Mundhöhle erweitert sich durch Oeffnung der Kiefer trichterförmig von hinten nach vorn. Die Zunge liegt platt auf dem Boden der Mundhöhle. Beim reinen A werden Zähne und Lippen weit von einander entfernt. Bei geschlossenen Zähnen kann man ein unreines A sprechen, wenn man die Lippen sehr stark öffnet und die Zunge etwas zurückzieht. Die Gestalt des Ansatzrohres ist daher einem trichter- oder becherförmigen Raum zu vergleichen.

Das O.

Beim Uebergang von A in O wird erstens die Mundöffnung durch Annäherung der Kiefer und Lippen stark verengt, so dass die Oeffnung einen breiten Spalt bildet, zweitens wird die Zunge zurückgezogen. Die Mundhöhle verwandelt sich hierbei in einen länglichen

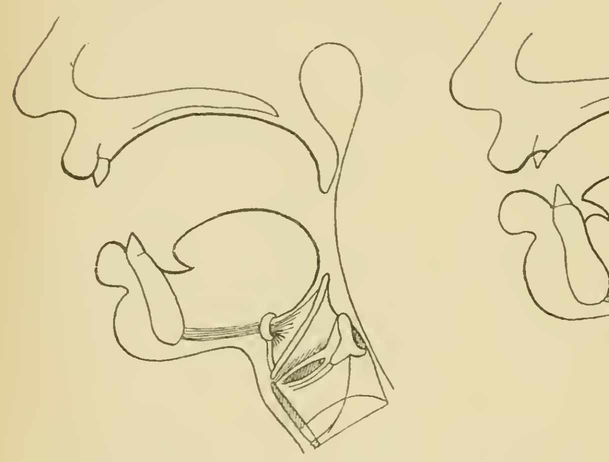




Fig. 112. Der Vokal A (nach Grützner).

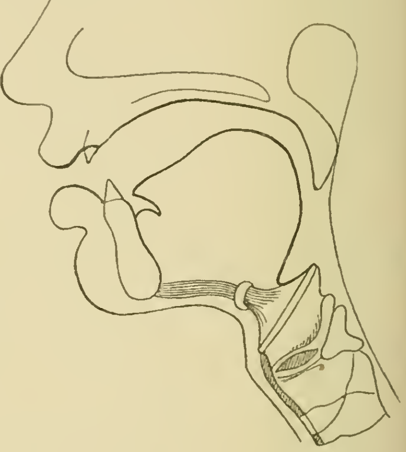


Fig. 113. Der Vokal U (nach Grützner).

ovalen Hohlraum mit spaltförmiger Oeffnung. Statt durch Zurückziehen der Zunge kann der ovale Hohlraum auch durch Vorstrecken der Lippen hergestellt werden.

Beim Aussprechen des kurzen O (wie in Gott) entfernen sich die Kiefer von einander, während die Lippen in ihrer Lage bleiben.

Das U (Fig. 113).

Beim Aussprechen von U werden die Lippen noch mehr genähert und weiter vorgeschoben, die Zunge wird noch stärker zurückgezogen als beim O und der Rücken derselben hohl gekrümmt. Die Mundhöhle ist daher beim Aussprechen von U einem grossen ovalen Hohlraum mit enger spaltförmiger Oeffnung zu vergleichen. Die Kiefer können nicht von einander entfernt werden, ohne dass das U mehr oder weniger in ein O übergeht.

Das E.

Beim Aussprechen des E haben die Kiefer die mittlere Stellung wie bei dem des A, die Zunge rückt mit ihrer Spitze gegen den harten Gaumen vor, so dass zwischen ihnen ein spaltförmiger Canal offen bleibt.

während die Zungenwurzel sich etwas senkt. Die Mundhöhle nimmt etwa die Form einer kleinbauchigen Flasche mit kurzem mässig engen Hals an.

Das I (Fig. 114).

Das I hat eine ähnliche Mundstellung wie das E. Die Zungenspitze wird dem harten Gaumen mehr und in grösserer Ausdehnung genähert, während die Zungenwurzel noch stärker nach unten gezogen wird. Die Mundhöhle erhält dadurch die Form einer Flasche mit grösserem Hohlraum, aber mit längerem und engerem Halse als beim E.

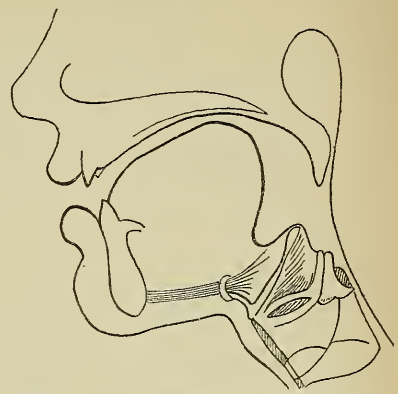
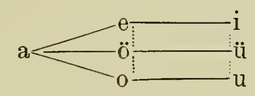


Fig. 114. Der Vokal I (nach Grützner).

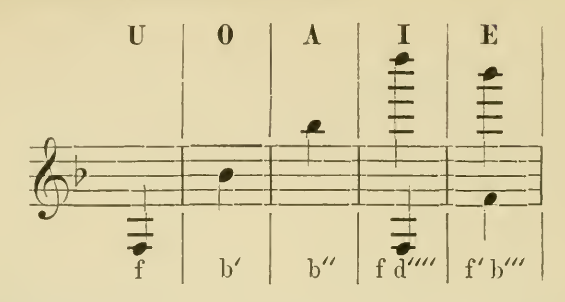
Die Form der Mundhöhle beim Ö und Ü liegt zwischen denen des O und E und des U und I. Die Vokale lassen sich nach der Aehnlichkeit ihrer Mundstellung und ihres akustischen Klanges in folgende Reihen stellen, wenn man vom A ausgeht (du Bois-Reymond der Aeltere):



In der Vokalstellung ist die Mundhöhle auf gewisse Töne abgestimmt, die man Vokaltöne genannt hat. Man hat sie auf verschiedene Weise zu ermitteln gesucht. Donders beobachtete, dass beim Aussprechen eines Vokales in der Flüstersprache in der Mundhöhle ein Ton angeblasen wird, der bei allen Individuen eine ziemlich constante Höhe besitzt. In der Flüstersprache giebt der Kehlkopf keinen Ton, und es wird nur durch den exspirirten Luftstrom neben dem entstehenden hauchenden Reibegeräusch die Luft in der Mundhöhle in Schwingung versetzt. Man erkennt zwar die charakteristischen Vokaltöne hierbei, aber der Vokalklang ist ein unvollkommener. Beim U und Ü geht dieser Ton leicht in einen Pfeifton über. Helmholtz bestimmte z. Th. die Vokaltöne durch Resonanz mit Hilfe von Stimmgabeln, welche vor die Mundhöhle gehalten wurden, während er einen Vokal leise angab. Auch erklingen diese Töne, wenn man während der Vokalstellung gegen die Wangen klopft (Auerbach). Die charakteristischen Vokaltöne sind nach Helmholtz folgende:

Den tiefsten Vokalton f besitzt das U, da die Mundhöhle beim Aussprechen desselben den grössten Hohlraum bildet (nach König b). Es folgt darauf das O mit dem Tone b', alsdann das A mit dem Tone b''. Für das I und E hat Helmholtz zwei Töne aufgefunden, von denen der tiefe dem Bauche, der hohe dem Halse der Flasche zukommt. Das I hat die Vokaltöne f und d'''', das E die Töne f' und b''' (König nimmt für das I den Ton b'''' und für E das b''' an). Von Donders sind diese Töne etwas abweichend angegeben worden; doch erklären sich diese Abweichungen aus dem verschiedenen Klang

der Vokale in verschiedenen Sprachen. In Noten ausgedrückt sind die Helmholtz'schen Vokaltöne demnach:



Die von Helmholtz aufgestellte Theorie der Vokalbildung macht die Annahme, dass die Vokaltöne immer mit einem Obertone des Grundtones zusammenfallen, welcher von dem Kehlkopfe hervorgebracht wird, und dass diese Obertöne alsdann durch Resonanz in der Mundhöhle verstärkt werden. Eine solche Verstärkung gewisser Obertöne giebt dem entstehenden Klange den Vokalcharakter. Helmholtz bestätigte diese Theorie durch die künstliche Erzeugung von Vokalen mit Hilfe von Stimmgabeln, welche elektromagnetisch in Schwingung versetzt wurden, und von Resonatoren, welche auf diese Gabeln abgestimmt waren. Wurde durch eine Stimmgabel ein Grundton B angegeben, so entstand ein deutliches U, wenn eine andere Stimmgabel den Ton f, und ein deutliches O, wenn eine dritte Stimmgabel den Ton b′ hinzuklingen liess. Auch ein A liess sich nach dieser Methode hervorbringen, während die hohen Vokaltöne des E und I mit den Stimmgabeln nicht mehr erreicht werden konnten (s. 12. Cap. C. 2. b) (Fig. 234).

Die Resonatoren sind mit einer Oeffnung versehene kugelige oder cylindrische Hohlräume, welche auf einen bestimmten Ton abgestimmt sind. Der Ton derselben besteht nahezu aus pendelartigen Schwingungen und enthält daher keine Obertöne. Setzt man eine Stimmgabel von demselben Grundtone davor, so wird dieser Ton allein durch Resonanz ohne die Obertöne der Stimmgabel angeregt. Damit der Stimmgabelton nicht direct gehört wird, muss der Apparat auf einer weichen isolirenden Unterlage ruhen.

Hält man die entsprechenden Stimmgabeln vor Resonatoren, welche die Vokaltöne angeben, so vernimmt man den Vokal nur unvollkommen, da der passende Grundton fehlt, aber doch immerhin so weit unterscheidbar wie in der Flüstersprache, deren Vokale auch des Grundtones ermangeln.

Aus der Helmholtz'schen Theorie der Vokalbildung erklärt es sich, dass wir beim ungezwungenen Sprechen für das U den tiefsten, für O einen etwas höheren, für A einen mittleren und für E und I die höchsten Töne als Grundtöne des Kehlkopfes auswählen. Daher steht der Kehlkopf beim Aussprechen des U am tiefsten und steigt am Halse empor, wenn man zu O, A, E und I übergeht. Beim Singen der Vokale bemerkt man, dass man die tiefsten Töne am besten auf U singen kann und dass bei zunehmender Tonhöhe alsdann das O folgt, dass das A für die Mitte der Tonskala am besten passt und dass E

und I sich am reinsten auf die höheren Töne singen lassen. Sucht man ein E oder I auf sehr tiefe Töne anzugeben, so verwandeln sie sich unwillkürlich in ein Ö und Ü, während O und U, auf hohe Töne gesungen, fast jeden Vokalcharakter verlieren. Dass man im Stande ist, einen jeden Vokal und namentlich das A innerhalb einer gewissen Skala von Tönen deutlich hervorzubringen, wird darauf zurückgeführt, dass das Schwingungsverhältniss des Grundtones zu dem als Vokalton verstärkten Obertone nicht immer dasselbe zu sein braucht, oder auch darauf, dass der Vokalton innerhalb gewisser Grenzen Verschiebungen erleiden kann, ohne dass der Vokalklang sich dadurch in seinem Charakter wesentlich ändert. Beim ungezwungenen Sprechen werden jedoch die oben angegebenen Vokaltöne ziemlich fest innegehalten. Dagegen müssen in verschiedenen Sprachen sowohl als in Dialekten derselben Sprache gewisse Schwankungen der Vokaltöne wahrzunehmen sein.

Die Diphthonge werden durch einen schnellen Uebergang aus der Mundstellung des ersten in die des zweiten Vokals hervorgebracht.

In neuerer Zeit hat man auch mit Hilfe von Phonautographen und des Edison'schen Phonographen die Natur der Vokale studirt (Pipping, Hensen, Hermann). Hermann hat die Schwingungen der Platte des Phonographen durch einen von einem aufgesetzten Spiegelchen reflectirten Lichtstrahl auf einer rotirenden Trommel photographirt. Er ist aus seinen Resultaten zu einer von der Helmholtz'schen Theorie abweichenden Ansicht über die Zusammensetzung der Vokale gelangt, indem er findet, dass die Vokaltöne der Mundhöhle constant bleiben, wenn man den Vokal auf verschiedene Tonhöhe singt und dass die Schwingungen dieses Tones in der Periode des vom Kehlkopf angegebenen Grundtones Verstärkungen und Schwächungen, Schwebungen ähnlich, erfahren. Er erklärt sich die Entstehung dieser Schwingungsformen dadurch, dass die Stösse des Grundtones den Vokalton in der Mundhöhle periodisch anblasen. Nach dieser Ansicht können die Vokaltöne zu dem Grundtone des Kehlkopfes auch unharmonisch sein.

Die Consonanten. — Die Consonanten sind in physikalischem Sinne vornehmlich Geräusche, bestehen also aus unregelmässigen Schwingungen. Dieselben entstehen an drei spaltförmigen Verengerungen der Mundhöhle, die ganz geschlossen werden können. Diese Verengerungen finden erstens zwischen den Lippen oder zwischen diesen und den Zähnen statt. Die an dieser Stelle erzeugten Consonanten, die „Labiales", sind das b, p, f, w. Die Verengerung findet zweitens zwischen Zungenspitze und hartem Gaumen oder den Oberzähnen statt, wodurch die „Linguales" d, t, s, ss hervorgebracht werden. Drittens erfolgt die Verengerung zwischen Zungenwurzel und weichem Gaumen, woselbst die „Gutturales" k, g, ch, j gebildet werden. Das sch wird durch ein Reibegeräusch zwischen Wange und Zungenrand erzeugt, ebenso das weiche j (jamais) der romanischen Sprachen (Buccales).

Jede dieser drei Arten von Consonanten lassen sich in zwei Abtheilungen scheiden, in die Explosivae und die Continuae oder Aspiratae. Die Explosivae entstehen dadurch, dass der Verschluss der Mundhöhle durch den Luftstrom gesprengt wird, so dass ein explosives Geräusch entsteht. Die Aspiratae werden dadurch erzeugt, dass die Luft durch die verengte Spalte der Mundhöhle hindurchstreicht und ein Reibegeräusch hervorbringt. Die ersteren können daher nur momentan,

die letzteren dagegen continuirlich erklingen. Die Explosivae sowohl wie die Aspiratae können wiederum in je zwei Theile geschieden werden, von denen die einen mit Stimme, die anderen ohne Stimme ausgesprochen werden. Von diesen hat die Grammatik die ersteren theilweise als Media, die letzteren theilweise als Tenuis bezeichnet. Hiernach lassen sich die Consonanten in folgender Tabelle zusammenstellen:

	Labiales		Linguales		Gutturales			Buccales	
	Expl.	Asp.	Expl.	Asp.	Expl.	Asp.		Expl.	Asp.
mit Stimme	b	w	d	s (weich)	g	j	(r)	—	j (g) (romanisch)
ohne Stimme	p	f	t	ss (scharf)	k	ch (weich)	ch (hart)	—	sch

Wählt man aus diesen zunächst die Aspiratae, z. B. w und f, zum Vergleiche aus, so ist es deutlich, dass f ohne Stimmton im Kehlkopfe gesprochen wird und dass, wenn man während der Aussprache des f plötzlich die Stimme hierzu ertönen lässt, sich das f in ein w verwandelt. Ebenso deutlich findet in derselben Weise diese Umwandlung von s in ss, vom weichen ch in j und von dem sch in das j (g) der romanischen Sprachen statt. Das weiche und harte ch der deutschen Sprache werden nicht an derselben Stelle des Gaumens gebildet, das harte weiter hinten mit engem Spalt, das weiche weiter vorn mit weiterem Spalt. Dem harten ch entspricht eigentlich kein besonderer mit Stimme ertönender Consonant; doch wird häufig das undeutliche Gaumen-R in ähnlicher Weise ausgesprochen.

Dass auch der Unterschied der beiden Arten der Explosivae nur auf der Intonation beruht, lässt sich durch Selbstbeobachtung leicht constatiren. Das p, t und k werden ohne Stimmton ausgesprochen, die Stimme erklingt beim Sprechen erst mit dem Einsetzen des nächstfolgenden Vokals. Die Stärke und Schnelligkeit der Explosion ist hierbei nicht wesentlich von Belang. Beim b, d und g erklingt aber der Stimmton bereits, kurz bevor der Verschluss gesprengt wird oder mindestens gleichzeitig. Die Verwechselung der Media und Tenuis in einigen deutschen Dialekten beruht allein auf einem fehlerhaften Einsetzen der Intonation. Bei der Tenuis ist die Stärke und Schnelligkeit der Explosion gewöhnlich grösser als bei der Media, so dass wir auch in der Flüstersprache den Unterschied derselben markiren können.

Das H entsteht durch ein Reibegeräusch in der Stimmritze. Die Stimmbänder sind einander genähert und nehmen eine X-förmige Gestalt an.

Resonantes. — Eine besondere Stellung nehmen die Resonantes ein, welche die Grammatik auch Liquidae genannt hat. Diese sind das m, n, (ng), l, r. Sie stehen ihrer Natur nach zwischen Vokalen und Consonanten. Bei der Erzeugung derselben wird die Mundhöhle ganz oder theilweise geschlossen, so dass die Luft mehr oder weniger durch die Nasenhöhle entweicht. Sie werden alle mit Stimme ausgesprochen; in der Mundhöhle entsteht dabei ein für sie charakteristischer

Resonanzton, wie dies bei den Vokalen der Fall ist. Beim m wird die Mundhöhle an den Lippen geschlossen, beim n findet der Verschluss zwischen Zungenspitze und hartem Gaumen statt, beim ng zwischen Zungenrücken und weichem Gaumen. Beim l ist der Verschluss nur ein theilweiser zwischen Mitte der Zungenspitze und dem harten Gaumen und Zähnen, während die Luft zwischen Zungenrändern und Wangen entweichen kann. Beim Aussprechen des r ist der Verschluss ein intermittirender. Man unterscheidet das Gaumen-R, welches durch Schwingungen des Gaumensegels gegen die Zungenwurzel hervorgebracht wird, und das Zungen-R, bei welchem die Zungenspitze gegen den harten Gaumen schwingt. Das r wird daher auch Zitterlaut genannt.

Das Nasaliren beruht darauf, dass die Gaumenklappe weit geöffnet wird, so dass die Luft zum grossen Theile durch die Nase entweicht und in der Nasenhöhle ein Resonanzton entsteht. Beim gewöhnlichen Sprechen ist ausser bei den Resonantes die Nasenhöhle durch die Gaumenklappe ganz oder nahezu abgeschlossen. Wenn man eine Flamme vor die Nasenlöcher bringt, so flackert sie, sobald ein Nasallaut ausgesprochen wird (Czermak); ein vorgehaltener Spiegel beschlägt dabei. Der Verschluss der Gaumenklappe ist um so dichter, je enger die Mundhöhle beim Sprechen ist. Am schwächsen ist er bei a, am stärksten bei i. Czermak zeigte dies, indem er einen gekrümmten Draht in die Nasenhöhle bis zur Gaumenklappe einführte und die Bewegung des hervorragenden Endes beobachtete.

Zehntes Capitel.

Allgemeine Nervenphysiologie.

Structur der Nerven. — Die Nerven sind aus Nervenfasern zusammengesetzt, welche durch ihre ganze Länge continuirlich verlaufen. Die Nervenfaser besteht aus dem Axencylinder, der Markscheide und dem Neurilemm. Der Axencylinder erscheint als der wesentliche Bestandtheil der Faser, da sowohl Markscheide als Neurilemm fehlen können. Der Axencylinder enthält Eiweisssubstanzen, er färbt sich beim Erhitzen mit Salpetersäure gelb, mit Millon's Reagens roth und nimmt leicht Farbstoffe (Carmin etc.) in sich auf. Die Markscheide enthält Cholesterin, Lecithin und Fette, löst sich in Alkohol, Aether, Chloroform und bildet beim Absterben der Fasern bröcklige, kuglige, dunkle Massen, sog. Myelinformen.

Die Nervenfasern wachsen bei der Entwicklung aus den Ganglienzellen als Fortsätze derselben hervor. Man unterscheidet an jeder Faser nach Ranvier Theilstücke, welche durch die Ranvier'schen Schnürringe getrennt sind und, mit einem Kern versehen, den Charakter von Zellen tragen (s. Fig. 115).

1. Die Leitung der Erregung.

Allgemeine Funktion der Nerven. — Die allgemeine Funktion der Nervenfasern besteht darin, einen Erregungsprocess entweder von den Centralorganen des Nervensystems nach den peripheren Organen oder umgekehrt von den peripheren Organen nach den Centralorganen zu leiten. Man theilt daher die Nerven im Allgemeinen in centrifugal und centripetal leitende Nerven ein.

Zu den centrifugal leitenden Nerven gehören 1. die motorischen, 2. die secretorischen, 3. gewisse Hemmungsnerven. Auch die Nerven der elektrischen Organe und der Leuchtorgane sind zu ihnen zu rechnen. Ob es unter ihnen besondere trophische Nerven giebt, wird später erörtert werden.

Zu den centripetal leitenden Nerven gehören 1. die sensibeln Nerven, 2. die Sinnesnerven (sensorische), 3. gewisse Hemmungsnerven.

Der Leitungsprocess geht in jeder Nervenfaser isolirt vor sich, d. h. er breitet sich nicht in querer Richtung von einer Faser zur benachbarten aus. Daraus erklärt sich die Isolation der Empfindungen, z. B. wenn wir einen Punkt der Haut reizen. Auch für die motorischen Nerven lässt sich das Gesetz der isolirten Leitung nachweisen. Wenn man einzelne Wurzeln des Plexus sacralis reizt, so zucken nur diejenigen Muskeln, welche von den gereizten Fasern versorgt werden. Eine nur scheinbare Ausnahme ist die paradoxe Zuckung (s. d. Cap. 2.).

Die Geschwindigkeit der Erregung. — Die Geschwindigkeit der Nervenerregung ist in älterer Zeit für unmessbar gross gehalten worden. Man nahm einen sog. Nervenäther oder Nervenagens

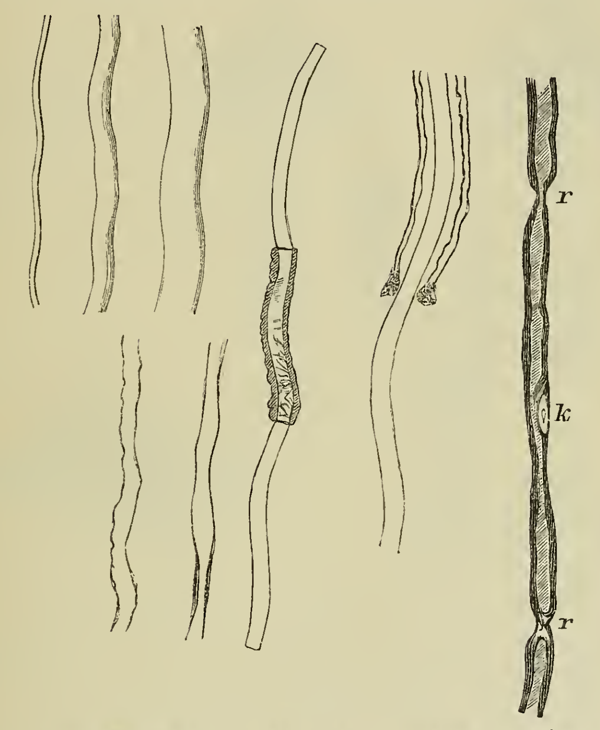


Fig. 115. Nervenfasern (nach Kölliker): r Ranvier'scher Schnürring, k Kern.

an, welcher der Vermittler des Vorganges sein sollte. Erst durch die fundamentalen Untersuchungen von Helmholtz (1850) ist es gelungen, nachzuweisen, dass die Nervenerregung in einem materiellen Process besteht, welcher sich mit verhältnissmässig geringer Geschwindigkeit von Querschnitt zu Querschnitt in der Faser fortpflanzt.

Helmholtz hat an den motorischen Nerven des Frosches die Geschwindigkeit der Erregung in folgender Weise gemessen. Es wurde der Nerv in einer dem Muskel nahen und einer möglichst entfernten Stelle gereizt und beide Male die Zeit bis zum Beginn der Zuckung gemessen. Die Differenz dieser beiden Zeiten giebt die Zeit der Fortpflanzung im Nerven. Die Zeitmessung geschah mit Hilfe der Pouillet'schen Methode durch einen in umstehender Fig. 116

dargestellten Apparat. An den befestigten Muskel M wird ein Metallrahmen R gehängt, welcher zwei Contakte q und c herstellt. In q steht auf einer festen Unterlage ein Quecksilbernäpfchen, in welches ein Stift des Rahmens eintaucht; in c steht ein Stift des Rahmens auf einem festen Metallplättchen auf. Die zeitmessende Batterie B sendet einen Strom durch das Galvanometer G, durch die beiden Contakte q und c; wenn der Stab T auf den Contact *1* der Wippe W aufgesetzt wird, so ist dieser Strom geschlossen. Die Wippe ist, wie man sieht, so eingerichtet, dass in dem Moment, in welchem T auf *1* aufgesetzt wird, ein Contakt *2* auf der anderen Seite geöffnet

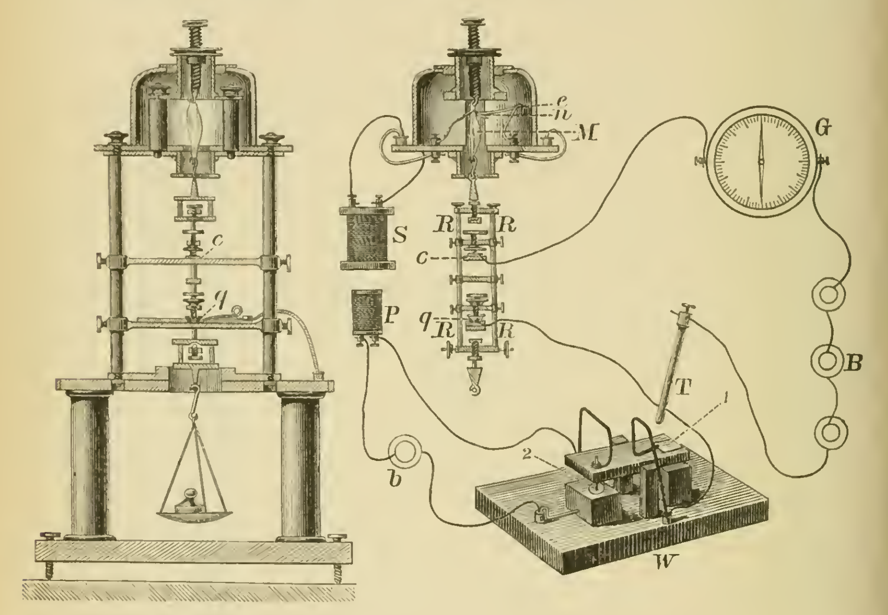


Fig. 116. Helmholtz, Geschwindigkeit der Nervenerregung.

wird. Durch diesen fliesst der primäre Strom einer Inductionsvorrichtung aus b und erzeugt bei seiner Unterbrechung einen Oeffnungsschlag, welcher dem Nerven einmal in e und dann in n zugeleitet wird. Sobald der Muskel zuckt, hebt er durch den Rahmen die Contacte q und c auf. In q haftet nur ein Quecksilberfaden an der Metallspitze, so dass bei der Erschlaffung des Muskels dieser Contakt sich nicht wieder herstellt. Der zeitmessende Strom fliesst daher durch G von dem Momente der Reizung des Nerven bis zum Beginne der Muskelzuckung. Der Muskel wird mit einem mässigen Gewichte belastet; dann werden die Contakte c und q fein eingestellt.

Die Geschwindigkeit der Erregung in den motorischen Nerven des Frosches beträgt im Mittel 26,4 m in der Secunde.

Es ist von Helmholtz auch die graphische Methode angewendet worden, um die Fortpflanzung der Erregung zu beobachten. Der Muskel zeichnet auf dem rotirenden Cylinder des Myographions (s. S. 336) zwei Curven auf, indem der Nerv einmal an der dem

Muskel näheren und dann an der entfernteren Stelle durch den Oeffnungsschlag gereizt wird. Die beiden Curven fallen nicht zusammen (s. Fig 117), sondern die der näheren Reizstelle zugehörige (*1*) erscheint früher als die andere (*2*), wenn der Reiz beide Male in demselben Momente (*0*) einwirkt. Aus der Differenz lässt sich die Geschwindigkeit der Nervenerregung berechnen.

Auch am lebenden Menschen ist von Helmholtz und Baxt die Geschwindigkeit der Nervenerregung durch die graphische Methode gemessen worden. Es wurde die Dickencurve des Musc. adduct. pollic. auf einem Pendelmyographion aufgezeichnet und der Nerv. medianus durch die Haut an der Ulnarseite des Musc. flex. carp. rad. und am inneren Rande des Musc. biceps gereizt. Um die Wirkung anderer Muskeln auszuschliessen, wurde der Vorderarm in eine Gypsform gelegt, in welcher ein kleines Fenster nur den Daumenballen frei liess. Ein auf denselben aufgesetzter Stab übertrug die Contraktion auf den Myographionhebel. Die Versuche ergaben eine Geschwindigkeit von 30—40 m in der Secunde.

Temperatureinfluss. — Von grossem Einfluss auf die Geschwindigkeit der Erregung ist die Temperatur der Nerven. Kühlt man die Froschnerven durch Eis auf beinah 0° ab, so sinkt die Geschwindigkeit auf etwa die Hälfte und noch weniger des normalen

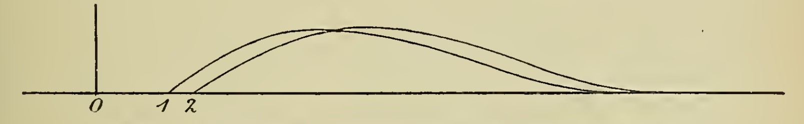


Fig. 117. Fortpflanzung der Nervenerregung, graphische Methode.

Werthes herab. Auch an den menschlichen Nerven liess sich in obigen Versuchen ein deutlicher Einfluss der Temperatur schon innerhalb geringer Grenzen derselben feststellen. Bei Erwärmung des Armes stieg die Geschwindigkeit bis auf 60 m in der Secunde; kühlte sich dagegen der Arm in der Gypsform ab, so stellten sich die geringeren Werthe ein. Im Allgemeinen ist bei Warmblütern entsprechend der höheren Körpertemperatur die Geschwindigkeit der Erregung eine grössere als bei Kaltblütern.

Motorische Nervenenden. — Es lässt sich nachweisen, dass die Uebertragung der Erregung von dem Nerven auf den Muskel durch die Nervenendorgane (s. S. 313) eine gewisse Zeit in Anspruch nimmt, welche etwa $^1/_{300}$ Secunde beträgt (Bernstein). Die Erregungszeit der Nervenendorgane spricht dafür, dass in ihnen ein besonderer Process, verschieden von dem in den Fasern, stattfindet. Die Zeit von der Reizung eines motorischen Nerven bis zum Beginn der Zuckung (*0* bis *1* und *2* Fig. 117) setzt sich daher zusammen: 1. aus der Fortpflanzungszeit im Nerven, 2. aus der Erregungszeit der Endorgane des Nerven und 3. aus dem Stadium der latenten Reizung des Muskels (s. S. 337).

Geschwindigkeit in sensibeln Nerven. — Die Fortpflanzung der Erregung in den sensibeln Nerven ist ebenfalls von Helmholtz und später von Andern untersucht worden. Die Untersuchung ist desshalb schwieriger als an den motorischen, weil wir kein objec-

tives Zeichen für die stattgehabte Empfindung besitzen. Es wurde in diesen Versuchen der Haut des Beines am Fussrücken und in der Lendengegend ein Inductionsschlag zugeleitet, und die Zeit gemessen, bis die Versuchsperson die stattgehabte Empfindung durch einen Fingerdruck angab. Helmholtz bediente sich auch der Pouillet'schen Methode zur Zeitmessung. Der Untersucher schloss durch eine Wippe den zeitmessenden Strom und erzeugte in demselben Momente den reizenden Inductionsschlag, die Versuchsperson öffnete durch eine zweite Wippe den zeitmessenden Strom. Der Unterschied beider Zeiten bei der Reizung an beiden Stellen des Beines ergab die Geschwindigkeit der Erregung in sensibeln Nerven. Diese Werthe schwankten ebenfalls zwischen 30—60 m in der Secunde, so dass man für alle Cerebrospinalnerven eine gleiche Geschwindigkeit der Erregung annehmen kann.

Wesen der Erregung. — Aus den gewonnenen Resultaten geht hervor, dass der Process der Nervenerregung nicht mit den bekannten physikalischen Kräften, dem Licht, der Elektricität, zu vergleichen ist, deren Geschwindigkeiten unvergleichlich grösser sind. Selbst der Schall besitzt eine sehr viel grössere Fortpflanzungsgeschwindigkeit. Wenn man daher die Nerven mit Telegraphendrähten verglichen hat, so passt dieses Bild nur insoweit, als die Nerven leitende Verbindungen zwischen Centren und Organen herstellen; es kann nicht im Entferntesten daran gedacht werden, dass durch sie ein elektrischer Strom fortgeleitet werde.

Das Wesen der Nervenerregung ist vielmehr auf eine Combination physikalischer und chemischer Processe zurückzuführen, analog den Vorgängen in der Muskelsubstanz. Pflüger nimmt daher an, dass in den Nerven ebenfalls wie in den Muskeln bei der Thätigkeit eine Auslösung von Spannkräften stattfinde und dass dieser Vorgang sich von Querschnitt zu Querschnitt ausbreite. Man kann den motorischen Nerven mit einer Zündschnur vergleichen, den Muskel mit einer Pulvermine. Beim Abbrennen der Schnur findet von Theilchen zu Theilchen eine Auslösung chemischer Spannkräfte statt. Hat dieser Vorgang die Pulvermine erreicht, so erzeugt er die Explosion, welche der Muskelzuckung analog zu setzen ist. Im Nerven und Muskel werden durch die Ernährung die verbrauchten chemischen Spannkräfte immer wieder ersetzt. Langt der Process in anderen Organen an, so erzeugt er andere Wirkungen.

2. Die elektrischen Vorgänge im Nerven und die elektrische Erregung.

Nervenstrom. — Die Nerven besitzen nach den Untersuchungen von du Bois-Reymond ebenso wie die Muskeln elektromotorische Kräfte. Man beobachtet den Nervenstrom, wenn man den natürlichen oder künstlichen Längsschnitt des Nerven mit einem künstlichen Querschnitt durch einen ableitenden Bogen verbindet. Der Längsschnitt ist der positive, der Querschnitt der negative Pol des Nerven, so dass der Strom im angelegten Bogen vom Längsschnitt zum Querschnitt und in dem abgeleiteten Nervenstück vom Querschnitt zum Längsschnitt geht, wie es Fig. 118 zeigt. Dieser abgeleitete Strom

ist nur als ein schwacher Zweigstrom der viel stärkeren Ströme anzusehen, welche im Innern des Nerven von den Fasern aus durch das umhüllende Gewebe und die Parenchymflüssigkeit von den Längsschnitten zum Querschnitt strömen. Am peripheren und centralen Ende des Nerven besitzen die Ströme bei gleicher Dicke des Nervenstammes annähernd die gleiche Stärke (*1* Fig. 118). Von zwei asymmetrisch gelegenen Punkten des Längsschnitts kann man schwächere Ströme ableiten (*2*), indem sich jeder dem Aequator (*AA*) nähere Punkt positiv gegen jeden entfernteren verhält. Symmetrisch gelegene Punkte verhalten sich stromlos zu einander (*o*).

Die Ströme des Nerven sind wegen des grossen Widerstandes in demselben viel schwächer als die des Muskels. Die elektromotorische Kraft des abgelagerten Längsquerschnittstromes ist etwa 0,02 Daniell (Volt), doch giebt dieser Werth keinen Anhalt für die sehr viel stärkeren inneren Nervenströme.

Mit dem Absterben des Nerven verschwindet der Strom vollständig und wird auch durch alle den Nerven tödtenden Einflüsse,

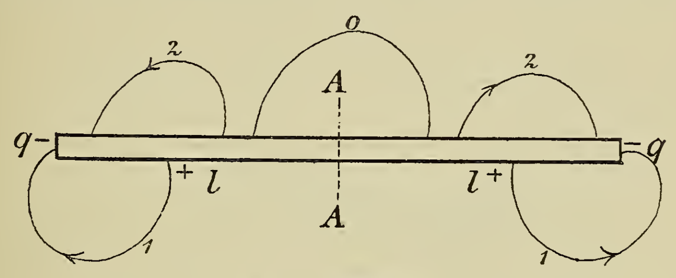


Fig. 118. Nervenstrom.

Hitze, ätzende und zerstörende Reagentien aufgehoben. Die elektromotorischen Eigenschaften sind also an den lebenden Zustand des Nerven geknüpft.

Engelmann hat beobachtet, dass, wenn beim Absterben durch Zeit der Strom stark gesunken oder fast verschwunden ist, er durch Anlegung eines neuen Querschnitts wieder hervorgerufen wird. Er erklärt diese Erscheinung daraus, dass die Nervenfasern vom Querschnitt aus zunächst nur bis zur nächsten Ranvier'schen Einschnürung absterben. Macht hier der Absterbeprocess Halt, so hört der Strom auf. Demnach würde eine Ranvier'sche Faserzelle an ihren Enden keine negative Spannung besitzen und sich wie eine unverletzte Muskelfaser (parelektronomisch) stromlos erhalten (s. S. 349, 360). Es ist auch die Annahme gemacht worden, dass die Stromabnahme durch innere Polarisation geschehe (Bernstein). Engelmann unterscheidet daher eine manifeste und eine latente Kraft des Nervenstroms. Beim quergestreiften Muskel kommt diese Erscheinung nicht vor, weil die Faser in ihrer Länge abstirbt, ohne dass der Process an einer Stelle Halt macht, wohl aber an glatten Muskeln, in denen auch zunächst nur die verletzten Faserzellen absterben (s. S. 385).

Negative Schwankung und Reizwelle des Nerven. — Während der Nerv in der Ruhe einen gleichbleibenden Strom zeigt, tritt bei der Reizung desselben eine Abnahme des Stromes ein, die

negative Schwankung. Du Bois-Reymond fand, dass der von einem Ende eines Nerven abgeleitete Strom sinkt, solange der Nerv am anderen Ende gereizt wird. Die negative Schwankung ist auf das Engste mit dem Erregungsvorgange verknüpft, sie pflanzt sich in allen Nerven sowohl in centrifugaler als auch in centripetaler Richtung fort. Daraus hat man geschlossen, dass die Nerven ein doppelsinniges Leitungsvermögen besitzen.

Die Geschwindigkeit und Dauer der negativen Schwankung ist mit Hilfe des Rheotoms (s. S. 354) gemessen worden (Bernstein). Ihre Geschwindigkeit ist dieselbe wie die der Nervenerregung, gleich etwa 28 m in der Secunde. Hieraus folgt, dass der materielle Process der Erregung zugleich die Ursache der negativen Schwankung ist. Die Dauer der negativen Schwankung ist im Nerven eine ausserordentlich kurze. Hat ein momentaner Reiz, z. B. ein Inductionsschlag, den Nerven getroffen, so pflanzt sich der Process der negativen Schwankung wellenartig fort und dauert an jeder Stelle des Nerven etwa $^{6-8}/_{10000}$ Secunden. Dieser wellenartige Vorgang heisst die Reizwelle des Nerven. Fig. 119 giebt den Ablauf der Reizwelle im

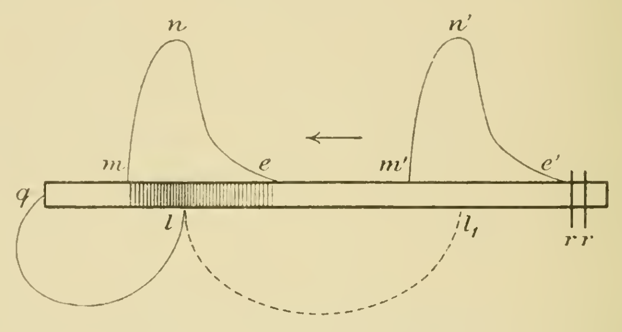


Fig. 119. Reizwelle des Nerven.

Nerven an. Der Nerv wird an der Stelle *r r* durch einen Inductionsschlag gereizt, und ist an den Punkten *l* und *q* zum Rheotom und Multiplicator abgeleitet. Nach der Zeit der Fortpflanzung von *r* bis *l* erscheint die negative Schwankung im abgeleiteten Kreise, sie wächst, wie die Wellencurve *m n e* angiebt, schnell zu einem Maximum und sinkt etwas langsamer ab. Der schraffirte Theil des Nerven giebt die Reizwelle in demselben an. Während dieselbe über den Punkt *l* fortschreitet, nimmt dessen positive Spannung gegen *q* ab und kann schliesslich im Maximum negativ gegen *q* werden. Der abgeleitete Strom kann sich also in der negativen Schwankung umkehren, absolut negativ werden. (Beim Muskel sinkt der Strom nur bis Null.) Die Länge einer Reizwelle im Nerven beträgt etwa 18 mm. Folgen beim Tetanisiren die Reizwellen schnell hinter einander, so tritt ebenso schnell ein Auf- und Abschwanken des abgeleiteten Stromes ein, wobei die träge Multiplicatornadel eine constante Abnahme zeigt.

Wenn man von zwei symmetrischen Punkten des Längsschnittes (l l_1) ableitet, so entsteht bei jedem Reize ein Wechselstrom. Es wird der der gereizten Stelle nähere Punkt (l_1) zuerst negativ gegen den entfernteren Punkt (l) und dann umgekehrt. Jeder Punkt des Längs-

schnitts, welcher innerhalb der Reizwelle liegt, verhält sich negativ gegen jeden anderen Punkt desselben. Das Rheotom lässt beide Ströme getrennt wahrnehmen; bei dauernd geschlossenem Kreise aber heben sie sich auf, so dass keine Ablenkung eintritt. Daher ist der Gesammtbetrag der negativen Schwankung dem abgeleiteten Strome immer proportional.

Bei jeder Art der Nervenreizung beobachtet man negative Schwankung, sowohl bei mechanischer und chemischer Reizung als auch im Strychnintetanus am lebenden Thiere; doch fällt dieselbe bei elektrischer Reizung am stärksten aus. Die negative Schwankung ist bisher das einzige Mittel, den Erregungsprocess im Nerven selbst ohne Vermittlung eines anderen Organs zu erkennen. Die negative Schwankung des Nerven lässt sich ebenso wie die des Muskels aus der Abnahme der Kraft der elektromotorischen Moleküle, oder nach der Hermann'schen Alterationstheorie ableiten (s. S. 359, 362).

Elektrotonus. — Bei der Durchleitung eines constanten

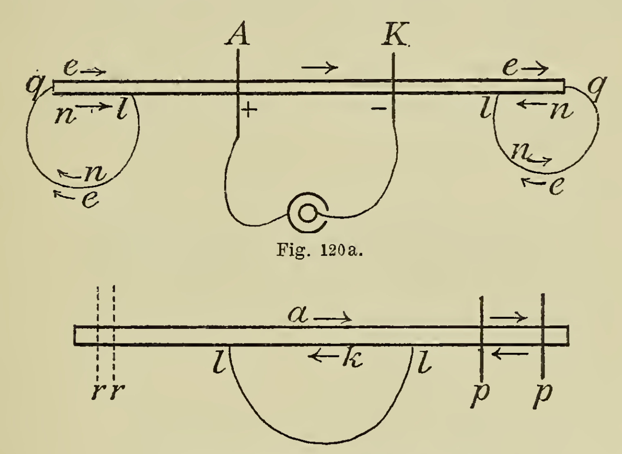


Fig. 120a.

Fig. 120b. Elektrotonische Ströme.

elektrischen Stromes erleidet der Nerv eine Veränderung seines Zustandes, welche man mit dem Namen Elektrotonus bezeichnet hat (du Bois-Reymond). Derselbe giebt sich durch Aenderung der elektromotorischen Kraft zu erkennen. Leitet man durch eine mittlere Strecke eines Nerven (Fig. 120 a) einen constanten Strom, indem man ihm die Anode A und die Kathode K anlegt, so wird derselbe dadurch in eine intrapolare und zwei extrapolare Strecken getheilt. Der constante Strom besitzt im Nerven die Richtung des Pfeiles von A nach K. Leitet man nun an den extrapolaren Strecken des Nerven einen Strom zum Multiplicator ab, so beobachtet man auf der anodischen Seite beim Schliessen der Kette eine Verstärkung (positive Phase), auf der kathodischen Seite eine Schwächung oder Umkehr (negative Phase) des Nervenstromes. Der constante Strom erzeugt in den extrapolaren Strecken neue Ströme, welche im Nerven dieselbe Richtung haben wie dieser. Der anelektrotonische Strom e addirt sich daher zum Nervenstrom n, der katelektrotonische Strom e zieht sich von ihm ab oder übertrifft ihn sogar. Diese elektrotonischen

Ströme sind von dem Vorhandensein eines abgeleiteten Nervenstromes nicht abhängig: denn wenn man von zwei symmetrischen Punkten *l, l* (Fig. 120 b) ableitet, welche stromlos zu einander sind und den constanten Strom der Strecke *p p* zuführt, so entsteht, entsprechend der Stromesrichtung zwischen *p p*, der elektrotonische Strom *a* oder *k* zwischen *l l*. Man beobachtet hierbei, dass der anelektrotonische Strom unter gleichen Bedingungen immer stärker ist als der katelektrotonische. (Die Linien *r r* kommen hier nicht in Betracht.)

Die elektrotonischen Ströme können nicht durch eine Fortleitung des constanten Stromes im Nerven erklärt werden, weil ein Durchschneiden und Wiederaneinanderlegen des Nerven die Ströme aufhebt, und weil sie in todten Nerven nicht erscheinen. Man muss daher annehmen, dass in der intrapolaren Strecke eine innere Polarisation des Nerven eintritt, welche sich durch den lebenden Nerven in die extrapolaren Strecken ausbreitet. Eine solche innere Polarisation ist im Nerven wie im Muskel von du Bois-Reymond und von L. Hermann nachgewiesen. Leitet man einen constanten Strom zum Nerven

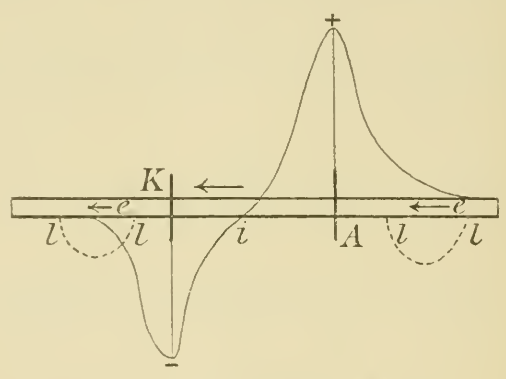


Fig. 121. Innere Polarisation des Nerven.

und verbindet gleich nach der Oeffnung desselben die intrapolare Strecke mit dem Multiplicator, so beobachtet man einen entgegengesetzten Polarisationsstrom wie bei einer Volta'chen Zersetzungszelle. Diese innere Polarisation ist an den Polen am stärksten und breitet sich vermöge der Struktur des Nerven in den extrapolaren Strecken mit abnehmender Stärke aus. Fig. 121 giebt ein Bild dieses Zustandes im Nerven. Die positive Polarisation ist bei *A* am stärksten, die negative bei *K*, erstere stärker als letztere. In der intrapolaren Strecke geht die positive Polarisation in dem Indifferenzpunkt *i* in die negative über, in der extrapolaren Strecke nehmen die Polarisationen in einer schnell sinkenden Curve mit der Entfernung an den Polen ab. In den angelegten Bögen *l l* erhält man daher Ströme von der Richtung der Pfeile *e*.

Du Bois-Reymond hatte die elektrotonischen Ströme durch eine Zerlegung der elektromotorischen Moleküle zu erklären gesucht.

Matteucci und Hermann haben angenommen, dass die innere Polarisation an der Oberfläche der Fasern stattfinde und an ihnen sich ausbreite. An dem von Hermann construirten „Kernleitermodell",

welches aus einem Metalldraht besteht, der in einer mit einer elektrolytischen Flüssigkeit gefüllten Röhre ausgespannt ist, kann man bei Zuleitung eines Stromes in den extrapolaren Strecken Polarisationsströme beobachten, welche den elektrotonischen Strömen der Nerven entsprechen. Man kann diese Ströme auch auf eine Polarisation der elektromotorischen Moleküle zurückführen, indem man sich vorstellt, dass sich die positiven und negativen Ionen an ihren Längsschnitten ablagern, wie es Fig. 127 (S. 450) darstellt. An dem positiven Pol addiren sich die positiven Ionen zu denen der Moleküle an dem Längsschnitt, an dem negativen Pol neutralisiren sie einen Theil der letzteren. An der Anode nehmen daher die Moleküle starke Ladungen an, an der Kathode werden dieselben schwächer. Für diese Vorstellung spricht folgender Versuch (Bernstein). Wenn man Fig. 120 b einen Nerven von symmetrischen Punkten *l l* ableitet und bei *r r* reizt, so erhält man keine Anzeichen von negativer Schwankung (s. oben); wenn aber der Nerv in *p p* polarisirt wird, so erscheint ein elektrotonischer Strom, und dieser zeigt bei der Reizung in *r r* eine negative Schwankung wie jeder natürliche Nervenstrom. Dies lässt sich daraus erklären, dass die negative Schwankung der polarisirten Moleküle um so stärker ist, je mehr sie durch Polarisation geladen sind und umgekehrt. Daraus folgt, dass die Reizwelle (Fig. 120 b) von *r* nach *p* hin wachsen wird, wenn daselbst die Anode liegt, dagegen abnehmen, wenn hier die Kathode sich befindet. Die Gesammtschwankung ist demnach immer negativ zu dem elektrotonischen Strome. Findet die Reizung in der Nähe der polarisirenden Pole statt, zwischen diesen und dem ableitenden Bogen, so ist das Resultat im Ganzen bei starker Reizung dasselbe. Bei schwacher Reizung aber macht sich die Veränderung der Erregbarkeit bemerkbar, welche an den Polen auftritt, und von der weiter unten die Rede sein wird. Hierdurch wird die Erregung und die negative Schwankung an der Anode vermindert, an der Kathode verstärkt. Hat man Ströme des ruhenden Nerven vom Längsschnitt und Querschnitt oder zwei Längsschnittpunkten abgeleitet, so combinirt sich die negative Schwankung dieser Ströme immer mit der des elektrotonischen Stroms. Auch dies folgt aus der Annahme, dass die negative Schwankung eines jeden Moleküls proportional seiner elektrischen Ladung sei.

Die elektrotonischen Ströme entstehen und pflanzen sich innerhalb einer messbaren Zeit im Nerven fort. Die Geschwindigkeit der Ausbreitung ist geringer als die der Erregung und der negativen Schwankung (Bernstein).

Im Muskel lassen sich elektrotonische Ströme in den extrapolaren Strecken nicht sicher beobachten; dagegen zeigt derselbe wie der Nerv eine innere Polarisation. Diese breitet sich also in die extrapolaren Strecken hinein nicht merklich aus; ebenso verhält es sich mit den Aenderungen der Erregbarkeit durch den Strom (s. S. 440).

Secundäre Wirkungen. — Man hat auch secundäre Wirkungen der elektrotonischen Ströme beobachtet (du Bois-Reymond). Legt man einem Nerven einen zweiten mit Muskel versehenen Nerven in mässiger Ausdehnung dicht an, und sendet durch das freie Stück des ersten Nerven einen constanten Strom, so zuckt der Muskel oft beim Schliessen und Oeffnen, weil die Ströme des polarisirten Nerven durch den angelegten Nerven gehen. Darauf beruht die sog. paradoxe

Zuckung, welche man z. B. beobachtet, wenn man durch den peripheren Stumpf des N. peronaeus, dem der N. tibial. anliegt, einen Strom sendet. Es zuckt dann beim Schliessen und Oeffnen der M. gastrocn., welcher vom N. tibial. versorgt wird. Diese Erscheinung ist kein Beweis für eine Querleitung der Erregung. Durch die negativen Schwankungen eines Nerven werden anliegende Nerven gewöhnlich nicht erregt. Hering will dies indess unter günstigen Bedingungen gesehen haben, wenn man an die Nerven eben einen frischen Querschnitt angelegt hat.

Das Zuckungsgesetz. — Die Erregung des Nerven durch den elektrischen Strom hat man vornehmlich an den motorischen Nerven beobachtet. Wir wissen, dass die Reizung beim Schliessen und Oeffnen, und allgemein bei positiven und negativen Aenderungen der Stromdichte eintritt (s. S. 317). Die Erscheinungen, welche beim Schliessen und Oeffnen des Stromes auftreten, hat man Zuckungsgesetz genannt.

Der Nerv reagirt gegen den Strom nicht unter allen Bedingungen gleich; die Erregung ist vielmehr wesentlich abhängig 1. von der Richtung des Stromes, 2. von der Stärke, oder besser Dichte desselben im Nerven. In den älteren Versuchen von Pfaff, Ritter, Nobili waren Versuchsfehler, namentlich das Anlegen metallischer Elektroden, die Ursache grosser Unbeständigkeit der Resultate. Erst durch die Versuche von Pflüger, welcher feuchte Leiter als Elektroden anwendete und die Ströme durch das Rheochord (s. S. 317) feiner abstufen konnte, ist das Gesetz der Zuckungen für den frischen Nerven sicher festgestellt worden. Ausserdem hat man zu beachten, dass das Absterben des Nerven und die Länge der durchflossenen Strecke von grossem Einfluss auf das Resultat ist.

Die Stromrichtung im Nerven bezeichnet man als centrifugale oder absteigende und als centripetale oder aufsteigende. Die Stromstärke theilt Pflüger in drei Grade ein: den schwachen, den mittelstarken und den starken Strom. Man leitet (Fig. 122) den Strom einer Kette K zu dem Rheochord $a\,b$, und von a und dem verschieblichen Punkte c einen Zweigstrom durch die unpolarisirbaren Elektroden $p\,p$ zu einer kurzen Strecke des Nerven, welche sich möglichst nahe dem Muskel befindet. Alsdann erhält man ausnahmslos am frischen Präparat folgendes Zuckungsgesetz:

	Absteigender Strom		Aufsteigender Strom	
	Schliessung	Oeffnung	Schliessung	Oeffnung
I	z	R	z	R
II	Z	Z	Z	Z
III	Z	R	R	Z

In dieser Tabelle bedeutet z schwächere, Z stärkere und Z starke Zuckung, R Ruhe. I, II und III bedeuten die Grade der Stromstärke. Schiebt man den Punkt c des Rheochords allmählig von a nach b, so

beobachtet man zuerst Wirkungen des schwachen Stromes, welche allmählig in die des mittelstarken und starken Stromes übergehen. Um die Wirkungen des letzteren zu erhalten, muss man entweder eine stärkere Kette oder ein Rheochord mit langen Drahtwiderständen benutzen.

Während des Absterbens treten Aenderungen des Zuckungsgesetzes ein, welche im Allgemeinen darin bestehen, dass die Reaktion des starken Stromes auch schon bei mittelstarkem und schliesslich bei

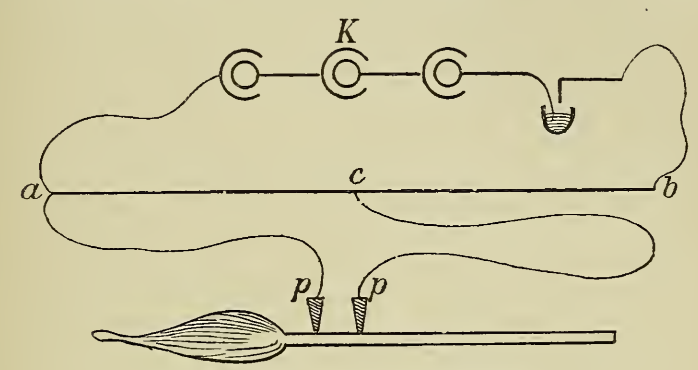


Fig. 122. Versuch zum Zuckungsgesetz.

schwachem Strome auftritt, so dass der absteigende Strom nur Schliessungs-, der aufsteigende nur Oeffnungszuckung giebt. Diese Aenderungen erfolgen um so schneller, je grösser die intrapolare Strecke ist.

Die Aenderungen der Erregbarkeit im Elektrotonus. — Der elektrische Strom erzeugt im Nerven einen Zustand, „den Elektro-

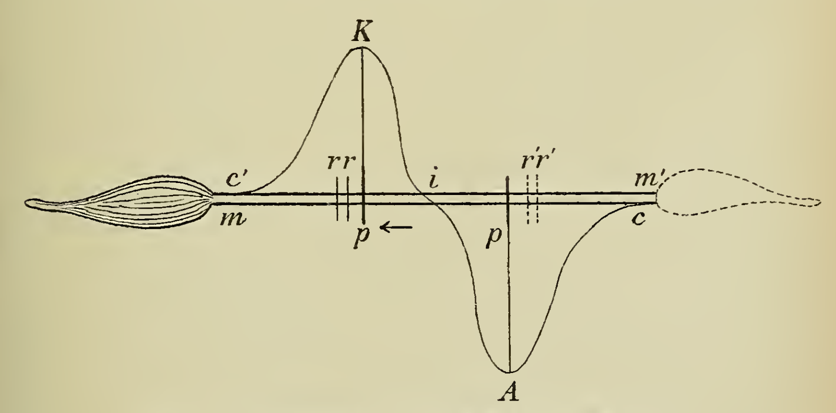


Fig. 123. Die Aenderungen der Erregbarkeit im Elektrotonus.

tonus“, welcher nicht nur eine Aenderung der elektromotorischen Kräfte, sondern auch eine Aenderung der Erregbarkeit bewirkt. Die letzteren sind ebenfalls von Pflüger genauer untersucht worden. Der von einem constanten Strom durchflossene motorische Nerv (Fig. 123) wird durch die Pole desselben in eine intrapolare Strecke $p\,p$, in die myopolare Strecke $p\,m$ und in die centropolare Strecke $p\,c$ getheilt. In dem Bereiche der Kathode (— Pol) findet man eine er-

höhte Erregbarkeit, in dem Bereiche der Anode (+ Pol) eine verminderte Erregbarkeit vor. Der erstere Zustand heisst Katelektrotonus, der letztere Anelektrotonus. Beide Zustände sind unmittelbar an den Polen am stärksten entwickelt und nehmen nach beiden Seiten hin ziemlich schnell an Intensität ab. In der intrapolaren Strecke geht der Katelektrotonus durch einen Indifferenzpunkt in den Anelektrotonus über. Für den absteigenden Strom erhält man ein durch die Curve $m\,K\,i\,A\,c$ ausgedrücktes Bild für die Aenderungen der Erregbarkeit, indem die auf den Nerven als Abscisse aufgetragenen Ordinaten die Erhöhung, die negativen Ordinaten die Verminderung der Erregbarkeit bedeuten. Der absteigende Strom erzeugt daher in der myopolaren Strecke Katelektrotonus, in der centropolaren Strecke Anelektrotonus, während in der intrapolaren Strecke der eine Zustand in den andern übergeht. Man prüft die Erregbarkeit einer Nervenstelle entweder mit einem schwachen Inductionsstrom oder einem schwachen constanten Strom oder auch mit chemischer Reizung durch Benetzung mit einem Tropfen concentrirter ClNa-Lösung. Am leichtesten gelingt es, den Kat- und Anelektrotonus in der myopolaren Strecke nachzuweisen. Denken wir uns an der Stelle $r\,r$ des Nerven einen schwachen Reiz angebracht, welcher nur eine schwache Zuckung des Muskels verursacht, bevor der polarisirende Strom geschlossen ist. Wird nun dieser absteigend geschlossen, und nachdem die Schliessungszuckung vorüber ist, die Stelle $r\,r$ nochmals mit demselben Reize erregt, so beobachten wir in Folge des daselbst herrschenden Katelektrotonus eine stärkere Zuckung. Leitet man hingegen den polarisirenden Strom aufsteigend hindurch, so wird die durch denselben Reiz bewirkte Zuckung geschwächt oder gänzlich aufgehoben. Denkt man sich in der Fig. 123 den Muskel auf die andere Seite des Nerven verlegt, so würde der Strom durch den Nerven aufsteigend hindurchgehen, und eine Stelle $r'\,r'$ in der myopolaren Strecke $p\,m'$ würde sich demnach im Anelektrotonus befinden. Bei der Reizung mit Kochsalzlösung in der myopolaren Strecke beobachtet man, dass der beginnende schwache Tetanus verstärkt wird, sobald man den Strom absteigend schliesst, dass er dagegen verschwindet, wenn man den Strom aufsteigend schliesst.

Schwieriger ist es, den Katelektrotonus in der centropolaren Strecke nachzuweisen. Denken wir uns den Strom im Nerven aufsteigend gerichtet, den Muskel (Fig. 123) auf der Seite von m' und den Nerven in $r\,r$ gereizt, so befindet sich diese Stelle zwar im Katelektrotonus, aber die Erregung muss, um zum Muskel zu gelangen, die intra- und myopolare Strecke durchwandern und die Anode überschreiten. Pflüger hat nun nachgewiesen, dass die Anode in ihrem Bereiche nicht nur die Erregbarkeit herabsetzt, sondern auch die Fortpflanzung der Erregung hemmt. Es kann daher die erhöhte Erregbarkeit in der centropolaren Strecke nicht unmittelbar zum Vorschein kommen, ausser bei schwachen polarisirenden Strömen, deren Anode die Erregung noch nicht erheblich hemmt.

Die Veränderung der Erregbarkeit in der intrapolaren Strecke und das Vorhandensein eines Indifferenzpunktes daselbst hat Pflüger durch chemische Reizung und durch elektrische Reizung der gesammten intrapolaren Strecke nachgewiesen.

Mit der Stärke des polarisirenden Stroms nimmt die Intensität

des Kat- und Anelektrotonus in gewissem Verhältniss zu, ebenso die Ausbreitung dieser Zustände in die extrapolaren Strecken hinein. Zugleich hat Pflüger festgestellt, dass der Indifferenzpunkt bei schwachen Strömen in der Nähe der Anode liegt und mit der Verstärkung derselben von der Anode nach der Kathode vorrückt. Fig. 124 giebt in Curven ein Bild dieses Verhaltens für drei Ströme von wachsender Stärke.

Modificationen der Erregbarkeit. — Bei der Oeffnung des Stromes geht die veränderte Erregbarkeit des Nerven nicht unmittelbar in die gewöhnliche über, sondern es tritt eine kurzdauernde Umkehr derselben ein. Die verminderte Erregbarkeit im Bereich der Anode geht in eine erhöhte und die erhöhte Erregbarkeit im Bereich der Kathode in eine verminderte über. Diese Zustände nennt man die Modificationen der Erregbarkeit nach dem Oeffnen des Stromes. Sie treten mit grosser Schnelligkeit auf und verschwinden langsamer, indem sie in den gewöhnlichen Zustand übergehen. Dieselben sind von grosser Bedeutung

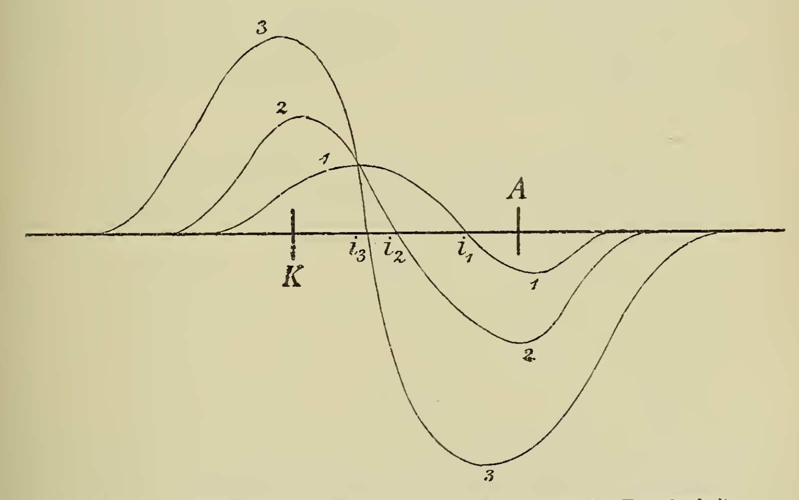


Fig. 124. Einfluss der Stromstärke auf die Aenderungen der Erregbarkeit.

für die Erklärung des Zuckungsgesetzes und mancher anderer Erscheinungen.

Pflüger'sches Gesetz der elektrischen Erregung. — Aus den angeführten Beobachtungen hat Pflüger den Schluss gezogen, dass die Erregung durch den Strom und die durch ihn bewirkten Aenderungen der Erregbarkeit in einem causalen Zusammenhange mit einander stehen. Es ist einleuchtend, dass eine Erregung beim Schliessen und Oeffnen des Stromes nicht an den Stellen des Nerven auftreten kann, an welchen die Erregbarkeit sinkt, sondern an den Stellen stattfinden wird, an denen die Erregbarkeit wächst. Folglich tritt beim Schliessen des Stromes die Erregung in dem Bereiche der Kathode auf, nicht in dem der Anode. Beim Oeffnen des Stromes dagegen findet die Erregung in dem Bereich der Anode statt, da hier die Erregbarkeit sich wieder erhöht und sogar über die normale Höhe hinaussteigt, nicht aber an der Kathode, an welcher der umgekehrte Vorgang stattfindet. Pflüger sagte: Der entstehende Katelektrotonus

ist mit Erregung verbunden, nicht aber der entstehende Anelektrotonus. Der verschwindende Anelektrotonus ist ebenfalls mit Erregung verbunden, nicht aber der verschwindende Katelektrotonus. Beim Schliessen des Stromes wird also der Nerv an der Kathode, beim Oeffnen desselben an der Anode erregt.

Dieses Pflüger'sche Gesetz über den Ort der Erregung durch den Strom hat sich durch weitere Untersuchungen vollkommen bestätigt. Pflüger zeigte dies durch folgenden Versuch. Wenn man durch die obere und untere Hälfte eines Nerven einen Strom durchleitet, so sieht man (Fig. 125) Folgendes: Schliesst man den unteren mittelstarken Strom $p\ p$ aufsteigend, so erhält man eine Schliessungszuckung. Nun schliesst man den oberen stärkeren Strom $A\ K$ ebenfalls aufsteigend und findet nun, dass die Schliessung des unteren aufsteigenden Stromes keine Zuckung mehr giebt. Dies kommt daher, dass die Kathode desselben in der Nähe der Anode A des oberen Stromes liegt. Dagegen giebt der absteigende untere Strom eine Schliessungszuckung, weil die Kathode desselben in grösserer Entfernung von A liegt. Umgekehrt verhält es sich beim Oeffnen des

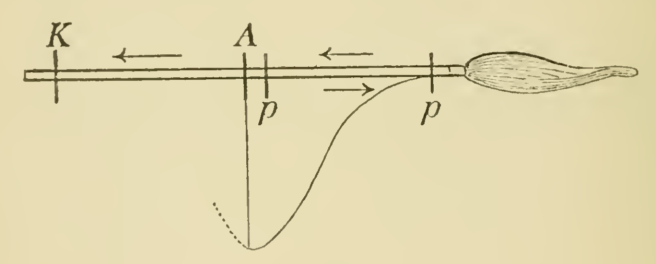


Fig. 125.

unteren Stromes. Die Oeffnungszuckung desselben tritt auf, wenn der Strom aufsteigend ist, und fällt aus, wenn derselbe absteigend ist. Die Curve der verminderten Erregbarkeit bei A giebt hierfür die Erklärung.

v. Bezold hat ferner durch myographische Versuche die Richtigkeit des Pflüger'schen Gesetzes bewiesen. Wenn man den Strom durch die ganze Länge eines Nerven leitet, so erscheint die Zuckung nach der Schliessung früher, wenn der Strom absteigend ist, später, wenn er aufsteigend ist. Im ersteren Falle liegt der Ort der Reizung, die Kathode, dem Muskel nahe, im zweiten Falle in grösserer Entfernung. In letzterem Falle ist ausserdem noch die Fortpflanzung der Erregung durch die intrapolare Strecke durch die Polarisation des Nerven verlangsamt. Bei der Oeffnung des Stromes verhält es sich umgekehrt; die Oeffnungszuckung des aufsteigenden Stromes tritt früher ein als die des absteigenden.

Elektrotonus des Muskels. — v. Bezold bestätigte die am Nerven gefundenen Thatsachen auch am Muskel. Ein langer parallelfaseriger Muskel, der M. sartorius des Frosches (mit Curare vergiftet, um den Nerveneinfluss auszuschliessen), wird vom Strom durchflossen. Beim Schlusse des Stromes tritt die Contraktion zuerst an der Kathode, beim Oeffnen an der Anode auf. Während der Stromesdauer ist in

der Nähe der Kathode die Erregbarkeit des Muskels gesteigert, in der Nähe der Anode herabgesetzt. Der Kat- und Anelektrotonus dehnt sich aber im Muskel nicht merklich über die extrapolaren Strecken aus, entsprechend dem Verhalten der elektrotonischen Ströme (s. S. 435).

Engelmann hat das Erregungsgesetz am Muskel durch folgenden Versuch demonstrirt. Hängt man einen curarisirten M. sartorius senkrecht auf und legt dem oberen Ende desselben seitlich die Pole eines constanten Stromes an, so schlägt der Muskel beim Schliessen mit dem unteren Ende nach der Kathode, beim Oeffnen nach der Anode hin aus. Noch deutlicher ergiebt sich dasselbe aus dem Hering-Biedermann'schen Versuch. Man spannt einen curarisirten M. sartorius horizontal aus, klemmt ihn in der Mitte fest und verbindet beide Hälften mit einem Zuckungstelegraphen. Leitet man durch den ganzen Muskel einen Strom, so zuckt beim Schliessen die kathodische, beim Oeffnen die anodische Hälfte des Muskels. Noch genauer ist das Resultat, wenn man den Muskel in der Mitte zerquetscht, so dass die Contraktion sich nicht auf die andere Hälfte fortpflanzt.

Ableitung des Zuckungsgesetzes. — Die Erklärung des Zuckungsgesetzes ergiebt sich aus dem Vorhergehenden in folgender Weise:

Beginnt man mit der Durchleitung schwacher Ströme, so tritt die Schliessungszuckung bei beiden Stromesrichtungen zuerst auf, weil der Schliessungsreiz an der Kathode stärker ist als der Oeffnungsreiz an der Anode. Der entstehende Katelektrotonus ist mit einer stärkeren Erregung verbunden als der verschwindende Anelektrotonus.

Gelangt man zu mittelstarken Strömen, so tritt zu der Schliessungszuckung eine Oeffnungszuckung hinzu und zwar bei beiden Stromesrichtungen.

Leitet man aber starke Ströme durch den Nerven, so macht sich die Veränderung der Erregbarkeit nach dem Schluss und nach der Oeffnung derselben in folgender Weise geltend: Wird ein starker aufsteigender Strom im Nerven geschlossen (s. Fig. 123), so liegt die Anode unten, die Kathode oben. In der myopolaren und dem grösseren Theil der intrapolaren Strecke herrscht Anelektrotonus und ist auch die Fortpflanzung der Erregung gehemmt. Die starke Erregung beim Schliessen an der Kathode kann sich daher nicht über die Anode zum Muskel fortpflanzen. Die Schliessungszuckung des aufsteigenden Stromes wird bei der Verstärkung desselben allmählig schwächer und fällt endlich ganz aus (s. Tabelle S. 436). Die Oeffnungszuckung des aufsteigenden Stromes wird hingegen mit der Verstärkung desselben grösser, da an der Anode die Erregbarkeit beim Oeffnen über den normalen Werth steigt und die damit verbundene Erregung sich durch die erregbarer gewordene myopolare Strecke zum Muskel gut fortpflanzt.

Wird ein starker absteigender Strom durch den Nerven geleitet, so muss dieser beim Schliessen eine starke Zuckung geben, da die Kathode (s. Fig. 123) dem Muskel zugewendet ist und die Erregung sich durch die erregbarer gewordene myopolare Strecke gut zum Muskel fortpflanzen kann. Beim Oeffnen des Stromes hingegen geschieht die Erregung an der höher gelegenen Anode; sofort aber geräth der Nerv im Bereiche der Kathode in den Zustand der Unerregbarkeit, so dass die Fortpflanzung der Erregung über dieselbe zum Muskel ge-

hemmt wird. Die Oeffnungszuckung des absteigenden Stromes fällt daher aus.

Tetanisirende Wirkungen des constanten Stromes nach der Oeffnung und während der Dauer. — Bei der Oeffnung des Stromes tritt nicht selten statt einer einfachen Zuckung ein längerer Tetanus auf, der von Ritter beschrieben worden ist. Pflüger hat gezeigt, dass in diesem Falle die Reizung an der Anode stattfindet. Ist der Strom ein aufsteigender gewesen und durchschneidet man den Nerven nach Ausbruch des Tetanus zwischen den beiden Elektroden, so bleibt der Tetanus bestehen, weil der Bereich der Anode mit dem Muskel in Verbindung bleibt. Ist aber der Strom (mittelstarker) ein absteigender gewesen, so hört der Oeffnungstetanus nach der Durchschneidung an derselben Stelle auf, weil die Anodenstrecke, die sich in Erregung befindet, entfernt wird.

Auch die Reizung an der Kathode beim Schliessen des Stromes kann statt der Zuckung zuweilen einen Tetanus zur Folge haben. Dies tritt leichter bei absteigendem als bei aufsteigendem Strome ein, weil letzterer die Fortpflanzung zum Muskel hemmt. Es hängt die tetanisirende Wirkung des constanten Stromes während der Stromesdauer offenbar vom Zustande des Nerven ab. Sind innere Reize im Nerven vorhanden, welche an sich noch keine merklichen Wirkungen äussern, so werden dieselben durch den Katelektrotonus verstärkt. Am Muskel beobachtet man während der Stromesdauer eine beständige Erregung an der Kathode; der Muskel ist daselbst verkürzt (Wundt). Starke constante Ströme erzeugen daher eine tetanische Zusammenziehung des Muskels, auch innerhalb des lebenden Körpers.

An der Kathode des Stromes findet demnach eine Dauererregung statt, solange der Strom geschlossen ist; sie ist bei schwachen Strömen nicht merkbar, aber wächst mit der Stärke der Ströme an.

Abweichungen vom Zuckungsgesetz. — Mannigfache Abweichungen vom Zuckungsgesetze erklären sich aus dem Unterschiede der Erregbarkeit an verschiedenen Nervenstellen. Die Erregbarkeit des frischen Nerven steigt von der Peripherie nach dem Centrum an (s. d. Cap. 3.). Wählt man daher eine lange intrapolare Strecke, so kann der absteigende Strom von geringerer Stärke früher eine Oeffnungszuckung als Schliessungszuckung geben, weil die Anode dem centralen Ende näher liegt als die Kathode. Ist ferner der Nerv schon im Absterben begriffen, was vom Centrum nach der Peripherie fortschreitet, und ist die obere Hälfte der intrapolaren Strecke schon unerregbar geworden, so giebt der schwache und mittelstarke aufsteigende Strom keine Schliessungszuckung mehr, weil die Kathode einer unerregbaren Stelle anliegt. Man erhält also am absterbenden Nerven schon bei schwachen Strömen die Wirkungen der starken Ströme im frischen Zustande des Nerven. Daraus erklären sich zum grössten Theil die von älteren Beobachtern (Ritter, Pfaff, Nobili) aufgestellten Zuckungsgesetze.

Pflüger'sche Theorie der inneren Mechanik des Nerven. — Von Pflüger ist eine Theorie der inneren Mechanik des Nerven aufgestellt worden, welche die Vorgänge der elektrischen Erregung und der Erregung im Allgemeinen unter einem gemeinsamen Princip zu-

sammenfasst. Diese Theorie geht von der für den Muskel schon begründeten Anschauung aus, dass wie in diesem auch im Nerven bei der Thätigkeit eine Auslösung von angesammelten Spannkräften stattfindet. Dieselben werden dem Muskel und Nerven vermittels der Ernährung in Form von chemischen Spannkräften zugeführt. Ihre Ansammlung und Auslösung ist als ein aus chemischen und physikalischen Vorgängen combinirter Process anzusehen. Die Ansammlung der Spannkräfte ist mit einer Assimilirung, die Auslösung derselben mit einer Dissimilirung der chemischen Bestandtheile verknüpft.

Ueberall, wo in der Natur Spannkraft (potentielle Energie) angehäuft ist, muss dieselbe durch eine andere Kraft im Gleichgewicht gehalten werden, welche es verhindert, dass sich Spannkraft in lebendige Kraft (kinetische Energie) umsetzt. Ist das Gleichgewicht zwischen diesen ein labiles, so genügt eine geringe Störung desselben durch eine auslösende Kraft, um Spannkraft in lebendige Kraft zu verwandeln. Ein durch eine Schnur auf eine Rolle aufgewundenes Gewicht wird durch einen Sperrhaken festgehalten. Die Schwere des Gewichts und die Cohäsion der sperrenden Vorrichtung halten sich das Gleichgewicht. Wird der Sperrhaken fortgenommen, so erzeugt das sinkende Gewicht lebendige Kraft. Eine durch eine Schleuse angestaute Wassermasse repräsentirt eine gewisse Menge von Spannkraft. Wird die Schleuse hochgezogen, so erzeugt die stürzende Wassermasse lebendige Kraft, und zwar cet. par. um so mehr, je höher die Schleuse aufgezogen wird. In dem Sperrhaken und der Schleuse befindet sich daher der Sitz einer hemmenden Kraft, welche unter gewissen mechanischen Bedingungen die Umwandlung der angehäuften Spannkraft in lebendige Kraft verhindert. Eine auslösende Kraft, welche den Sperrhaken wegnimmt oder die Schleuse hochzieht, stört das Gleichgewicht zwischen angesammelter Spannkraft und der hemmenden Kraft. Die Einrichtung kann so getroffen sein, dass mit der Zunahme der auslösenden Kraft auch die Menge der ausgelösten Spannkraft wächst, wie dies beim Aufziehen der Schleuse der Fall ist.

Haben wir es wie im Nerven und Muskel mit chemischen Processen zu thun, so müssen wir uns in ihnen molekulare Spannkräfte und molekulare Hemmungen vorstellen. Dieselben werden durch chemische Affinitäten der Atome und durch molekulare Kräfte erzeugt. In einer explosiven Substanz herrscht ein sehr labiles Gleichgewicht zwischen diesen Kräften, welches durch geringe Mengen auslösender Kräfte, Druck, Stoss, Wärme, Licht, Elektricität gestört werden kann.

Pflüger nimmt daher im Nerven und Muskel zwei einander das Gleichgewicht haltende Kräfte an, von denen er die eine die Molekularspannung, die andere die Molekularhemmung nennt. Dieses Gleichgewicht ist ein sehr labiles, so dass, wenn die Molekularhemmung durch eine auslösende Kraft geschwächt wird, ein Theil der Molekularspannung sich in lebendige Kraft der Erregung verwandelt. Die auslösende Kraft ist der einwirkende Reiz. Die Molekularmechanik in diesen Organen ist derart, dass mit Zunahme der auslösenden Kraft auch die Menge der ausgelösten Spannkraft, d. h. die Stärke der Erregung in gewissem Verhältniss wächst. Sie ist ferner so eingerichtet, dass der Verlust an Spannkraft mehr oder weniger schnell durch die Ernährung wieder gedeckt wird. Man muss sich ferner vorstellen,

dass auch im Ruhezustande ein beständiger Zufluss von Spannkraft durch die Ernährung erfolgt, so dass die angesammelte Spannkraft der hemmenden Kraft unter normalen Bedingungen immer an Grösse gleich sein wird. Der Ueberschuss der zufliessenden Spannkraft aber setzt sich beständig in lebendige Kraft um und entspricht der lebendigen Kraft der Wärme, welche in der Ruhe durch den Stoffwechsel der Organe erzeugt wird.

Durch folgendes mechanische Schema hat Pflüger diese Vorgänge zu erläutern gesucht. Es sei (Fig. 126) AB ein aus einem horizontalen und senkrechten Theil bestehendes Rohr. In dem horizontalen Theil B bewege sich ein dichter Kolben K, welcher durch eine Spiralfeder in einer gewissen Lage erhalten wird. Wird nun das Rohr von A aus mit Wasser gefüllt, so drückt die Wassersäule in A auf den Kolben und drängt ihn zurück. Die Spannung der Feder und der Druck der Wassersäule halten sich das Gleichgewicht. Es sei nun an der Stelle des Kolbens in der Wand des Rohres B ein schräger Schlitz $l\,l$ angebracht, die Feder s sei aber so stark, dass sie den Kolben über den Schlitz hinausschieben würde, wenn sich kein Wasser im Rohr befände. Nun sei gerade so viel Wasser in A hineingefüllt, dass der Kolben den Schlitz eben ganz deckt, so befinden sich die Kräfte in dieser Vorrichtung in einem labilen Gleichgewicht. Die Wassersäule in A repräsentirt die Spannkraft, welche in lebendige Kraft umgesetzt werden soll, die Spannung der Feder hingegen stellt die hemmende Kraft dar, welche es unter den gegebenen mechanischen Bedingungen verhindert, dass die Spannkraft von selbst in lebendige Kraft übergeht. Eine verhältnissmässig geringe auslösende Kraft aber, welche den Kolben etwas zurückschiebt, genügt, um einen Theil des Schlitzes frei zu machen und Wasser ausfliessen zu lassen, und zwar um so mehr, je weiter der Kolben zurückgeschoben wird, bis ein gewisses Maximum eintritt, wenn der ganze Schlitz frei ist.

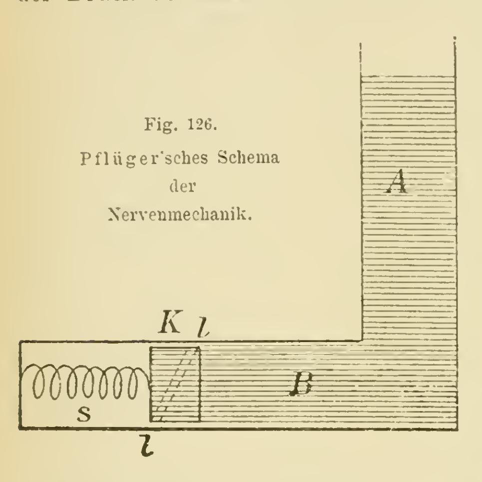


Fig. 126.
Pflüger'sches Schema der Nervenmechanik.

Die in der angesammelten Wassermasse enthaltene Spannkraft vergleicht Pflüger mit der angenommenen Molekularspannung im Nerven, die das Gleichgewicht haltende Spannung der Feder mit der Molekularhemmung in demselben, den Reiz mit der auslösenden Kraft, welche den Kolben zurückschiebt. Man kann, um das Bild vollkommener zu gestalten, dem Schlitz eine solche Krümmung geben, dass wie bei den Muskelzuckungen die frei werdenden lebendigen Kräfte mit wachsender Auslösung erst schnell, dann langsamer bis zu einem Maximum wachsen. Ferner kann man sich denken, dass in das Rohr A aus einer Leitung beständig ein langsamer Wasserstrom einfliesst, welcher dem Zufluss von Spannkraft durch die Ernährung entspricht. Es wird

dann der Kolben immer gerade über dem Schlitz einstehen und nur ein Minimum desselben frei sein, aus dem gerade so viel Wasser abfliesst, als oben langsam zuströmt. Diese beständige langsame Abgleichung von Spannkraft würde dem Ruhestoffwechsel des Organes entsprechen.

Wir kommen nunmehr zu einer Deutung der Wirkungen des elektrischen Stromes. Es lassen sich dieselben aus folgender Annahme herleiten: Im Bereiche der Kathode wird die Molekularhemmung im Nerven geschwächt, im Bereiche der Anode wird sie verstärkt. Wird demnach der Strom geschlossen, so kann hierbei eine Erregung nur an der Kathode eintreten, weil die angesammelte Spannkraft der Moleküle das Uebergewicht erhält und sich so lange in lebendige Kraft umsetzt, bis das Gleichgewicht beider Kräfte wieder hergestellt ist. An der Anode hingegen kann eine Erregung beim Schliessen nicht stattfinden, weil die verstärkte Molekularhemmung jedes Freiwerden von Spannkraft verhindert.

In dem schematischen Bilde (Fig. 126) würde demnach dem Vorgang an der Kathode beim Stromesschlusse eine Verminderung der Elasticität der Feder *s* entsprechen, und der durch den Wasserdruck zurückweichende Kolben würde eine Quantität Wasser ausfliessen lassen. Ist eine gewisse Menge Wasser ausgeflossen, so schiebt sich der Kolben wieder über den Schlitz, und die Elasticität der Feder setzt sich mit dem Druck der niedrigeren Wassersäule ins Gleichgewicht. Dem Vorgang an der Anode beim Stromesschluss entspricht in diesem Bilde hingegen eine Verstärkung der Elasticität der Feder, so dass der Kolben sich über den Schlitz hinaus weiter vorschiebt und daher das Ausfliessen von Wasser verhindert und erschwert.

Betrachten wir nun weiter, wie sich der Nerv nach dieser Vorstellung während der Stromesdauer verhalten muss. Da im Bereich der Kathode die Molekularhemmung geschwächt ist, so ist in diesem Zustande schon ein geringerer Reiz im Stande, das Gleichgewicht der Kräfte zu stören und der Molekularspannung das Uebergewicht zu verleihen, d. h. mit anderen Worten: die Erregbarkeit steigt im Bereich der Kathode. Dies ist der Zustand des Katelektrotonus. An der Anode hingegen ist während der Stromesdauer die hemmende Kraft verstärkt, und es bedarf eines stärkeren Reizes, um dieselbe zu überwinden und Spannkraft freizumachen, oder mit andern Worten: die Erregbarkeit ist im Bereiche der Anode herabgesetzt, es entwickelt sich daselbst der Zustand des Anelektrotonus. Ist in dem gegebenen Schema die Elasticität der Feder vermindert, so reicht ein schwächerer Druck gegen den Kolben hin, um einen Theil des Schlitzes frei zu machen und Wasser ausfliessen zu lassen. Ist aber die Elasticität der Feder eine stärkere, so ist hierzu auch ein stärkerer Druck gegen den Kolben nothwendig.

Hat sich während der Stromesdauer das Gleichgewicht der Kräfte wieder hergestellt, ist Ruhe eingetreten, und erfolgt nun die Oeffnung des Stromes, so wird im Bereiche der Kathode die verminderte Molekularhemmung wieder zu ihrer normalen Kraft anwachsen, ein Vorgang, der nicht mit Erregung verbunden sein kann. Dagegen muss bei der Oeffnung die verstärkte Molekularhemmung an der Anode wieder sinken, und da hierdurch die Molekularspannung das Uebergewicht

erhält, so tritt in diesem Moment Erregung an der Anode ein. Während die Erregung beim Schliessen an der Kathode stattfindet, findet sie beim Oeffnen des Stromes an der Anode statt.

Das Schema macht diesen Vorgang in folgender Weise klar. Während der Stromesdauer haben sich hemmende Kraft und Spannkraft wieder ins Gleichgewicht gesetzt. Dem Katelektrotonus entspricht nun in dem Schema eine geringere Elasticität der Feder. Demgemäss ist die Wassersäule so weit gesunken, bis der Kolben auch bei geringerer elastischer Kraft der Feder den Schlitz wieder deckt. Nimmt nun die Elasticität der Feder wieder zu, wie dies dem verschwindenden Katelektrotonus entspricht, so schiebt sich der Kolben weiter vor, und es kann kein Ausfliessen von Wasser hierbei stattfinden. Vermöge des Zuflusses von Wasser in das Rohr *A*, entsprechend dem Zufluss von Spannkräften durch die Ernährung, stellt sich alsdann das Gleichgewicht wieder her.

Dem Anelektrotonus vergleichbar ist in dem Schema eine Verstärkung der Elasticität der Feder. Hat sich in Folge dessen der Kolben vorgeschoben, so sammelt sich vermöge des beständigen Zuflusses, entsprechend der Ernährung, das Wasser in *A* zu einer höheren Säule an, bis der Kolben wieder gerade über dem Schlitz steht. Der Oeffnung des Stromes entspricht nun die Abnahme der Elasticität der Feder; also fliesst eine beträchtliche Wassermenge in diesem Moment aus.

Das Schema ist sogar im Stande, die Ursache des Oeffnungstetanus anzugeben. Man beobachtet, dass die Oeffnungszuckung des aufsteigenden Stromes mit der Dauer desselben zunimmt und schliesslich bei stärkeren Strömen in einen Tetanus übergeht. Denken wir uns, dass die verstärkte Feder den Kolben vorgeschoben habe und dass durch den Zufluss von Wasser in *A* die Säule so hoch gestiegen sei, das der Kolben wieder bis zum Schlitz zurückgeschoben ist, so wird sich eine bedeutende Wassermasse in *A* angesammelt haben. Nimmt nun plötzlich die Elasticität der Feder wieder ab, so drängt die Wassersäule den Kolben weit zurück, und es wird längere Zeit aus dem Schlitz eine grössere Wassermenge abfliessen, bis das Gleichgewicht wieder hergestellt ist. Dieser Vorgang entspricht dem Oeffnungstetanus.

Auch die Dauererregung an der Kathode des polarisirenden Stromes vermag das Pflüger'sche Schema zu deuten. Denn wenn die Elasticität der Feder in starkem Grade vermindert wird, und sich ein grosser Vorrath von Wasser im Rohr *A* befindet, so wird ein länger dauerndes Abfliessen desselben stattfinden, bevor das Gleichgewicht wieder erreicht ist.

Schliesslich sind sogar die Modificationen nach der Oeffnung einer Deutung durch das Schema zugänglich. Die Herabsetzung der Erregbarkeit an der Kathode nach der Oeffnung des Stromes lässt sich folgendermaassen erläutern: Ist die Elasticität der Feder vermindert, und hat sich in Folge dessen eine geringere Wassersäule in *A* eingestellt, so wird bei dem Wiederzunehmen der Elasticität der Kolben weit über den Schlitz vorgeschoben. In diesem Zustande bedarf es nun eines grösseren Druckes als gewöhnlich, um den Kolben so weit zurückzudrängen, dass Wasser aus dem Schlitz ausfliesst, und es vergeht einige Zeit, bis durch den Zufluss in *A* der Kolben wieder seine normale Ruhestellung über dem Schlitz eingenommen. Diese Zeit entspricht

dem Stadium der geringeren Erregbarkeit an der Kathode nach dem Oeffnen des Stromes.

Die erhöhte Erregbarkeit an der Anode nach dem Oeffnen des Stromes kann auf dieselbe Ursache zurückgeführt werden, wie der Oeffnungstetanus. Wenn sich bei verstärkter Elasticität der Feder eine höhere Wassersäule in *A* angesammelt hat, so findet nach Rückkehr der Elasticität zu ihrer früheren Grösse eine Zeit lang ein stärkerer Wasserabfluss statt. In diesem Stadium bedarf es nur einer geringen Kraft, um diesen Abfluss durch Zurückschieben des Kolbens merklich zu vermehren. Ist demnach nach der Oeffnungszuckung ein Tetanus nicht eingetreten, so kann man sich vorstellen, dass doch an der Anode schwache Erregungen vorhanden sind, ohne dass sie Zuckungen des Muskels hervorzurufen vermögen, dass aber ein sehr schwacher hinzukommender Reiz schon genügt, um eine merkbare Wirkung zu erzielen, während er dies im normalen Zustande des Nerven nicht vermag.

Es lassen sich aus dem Pflüger'schen Schema noch weitere Consequenzen ableiten, welche sich durch Versuche bestätigt haben. Wenn die Elasticität der Feder verstärkt wird und sich eine höhere Wassersäule im Rohr *A* ansammelt, so wird zwar die Auslösung von Spannkraft erschwert sein, da ein stärkerer Druck als vorher nöthig ist, die Feder zu comprimiren; aber wenn durch stärkeren Druck der Kolben um eine gewisse Grösse oder so weit zurückgeschoben wird, dass der ganze Schlitz frei wird, so muss alsdann eine grössere Wassermasse ausfliessen als im gewöhnlichen Zustande der Vorrichtung. Im Anelektrotonus findet nach dieser Vorstellung eine stärkere Ansammlung von Spannkraft statt als im normalen Zustande. Die schwachen Reize sind zwar nicht im Stande, die verstärkte Hemmung zu durchbrechen, wachsen aber die Reize bis zum Maximum, so müsste nun die Erregung eine stärkere als gewöhnlich sein. In der That ist es mir gelungen, zu zeigen, dass im Anelektrotonus des Nerven durch maximale Reizung unter günstigen Bedingungen die Zuckungen des Muskels höher ausfallen als ohne Einwirkung des constanten Stromes. Das Umgekehrte sollte im Zustand des Katelektrotonus zu erwarten sein. Denken wir uns in dem Schema die Wassersäule durch Abnahme der Federkraft beträchtlich gesunken, so wird weniger Wasser ausfliessen, auch wenn der ganze Schlitz frei gemacht wird, als vorher. Im Katelektrotonus besitzt demgemäss der Nerv geringere Mengen von Spannkraft als im normalen Zustande, und der maximale Reiz müsste demnach keine so grosse Wirkung ausüben können wie gewöhnlich. Auch dies hat sich an den Muskelzuckungen bei starker Reizung des polarisirten Nerven an der Kathode ergeben. Reizt man den Nerven in der myopolaren Strecke, in welcher man durch den absteigenden Strom Katelektrotonus erzeugt hat, mit einem maximalen Reize, so ist die Zuckung kleiner als bei maximaler Reizung des nicht durchströmten Nerven an derselben Stelle.

Die Zustände des Kat- und Anelektrotonus sind daher folgendermaassen aufzufassen: Im Katelektrotonus ist durch Verminderung der hemmenden Kraft die Auslösung der vorhandenen Spannkräfte erleichtert, aber die Menge der angesammelten Spannkraft erfährt eine Herabsetzung.

Der Nerv ist in diesem Zustande reizbarer als im normalen, aber weniger leistungsfähig. Es bestehen ferner im Katelektrotonus beständige innere Erregungen in geringerem oder stärkerem Grade, bedingt durch die Schwächung der hemmenden Kraft, wodurch die vorhandenen und durch die Ernährung zufliessenden Spannkräfte sich leichter in lebendige Kraft umsetzen. Im Anelektrotonus ist durch Verstärkung der hemmenden Kraft die Auslösung der Spannkräfte erschwert, hingegen sammelt sich in diesem Zustande eine grössere Menge von Spannkraft an. Der Nerv ist im Anelektrotonus zwar weniger reizbar, aber bei hinreichend starker Reizung leistungsfähiger als im normalen Zustande. Im Anelektrotonus findet auch eine Hemmung der inneren Erregungen statt, welche durch Zufluss von Spannkräften bei der Ernährung bedingt sind. In diesem Zustande tritt daher keine Schädigung der Reizbarkeit oder Zerstörung von Spannkräften ein, wie dies bei Einwirkung von Reagentien oder abnormen Temperaturen der Fall ist. Das geht schon daraus hervor, dass nach der Oeffnung des Stromes der Nerv nach einem kurzen Stadium erhöhter Erregbarkeit sofort in den normalen Zustand übergeht. Im Katelektrotonus hingegen werden Spannkräfte im Nerven verzehrt; die Kathode greift daher den Nerven stärker an als die Anode. Betrachtet man die Ansammlung der Spannkräfte als „Assimilirung", die Umwandlung derselben in lebendige Kraft als „Dissimilirung", so kann man den Satz aussprechen: Der Anelektrotonus befördert die Assimilirung und beschränkt die Dissimilirung, der Katelektrotonus beschleunigt die Dissimilirung und setzt daher die Assimilirung herab.

Die innere Polarisation des Nerven, welche die elektrotonischen Ströme desselben erzeugt, ist offenbar auch die Ursache der veränderten Erregbarkeit im An- und Katelektrotonus. Es ist bereits von Pflüger gezeigt worden, dass beide Erscheinungen sich in gleicher Stärke und Ausdehnung auf die extrapolaren Strecken ausbreiten. Auch ist von ihm bewiesen worden, dass der Anelektrotonus mit derselben Geschwindigkeit entsteht, wie der anelektrotonische Strom. Legt man an die obere Hälfte des Nerven eines Nerv-Muskelpräparates die Pole einer starken constanten Kette an und leitet durch zwei Elektroden von der unteren myopolaren Strecke zu dem Nerven eines zweiten Präparates, so beobachtet man, dass beim Schliessen eines starken aufsteigenden Stromes das erste Präparat nicht zuckt, wohl aber das zweite. Die Zuckung des zweiten Präparates ist eine secundäre (s. S. 435), hervorgerufen durch den anelektrotonischen Strom, welcher vom ersten Nerven abgeleitet ist. Dieser Strom fliesst aber durch beide Nerven in gleicher Stärke und Richtung hindurch, und trotzdem bleibt der Muskel des ersten Nerven in Ruhe. Diese Erscheinung lässt sich nur daraus erklären, dass zu der Zeit, in welcher der anelektrotonische Strom entsteht, auch schon die Erregbarkeit an dieser Nervenstelle durch den Anelektrotonus herabgesetzt ist. Für den Katelektrotonus lässt sich dieser Versuch desshalb nicht ausführen, weil die Schliessung des starken absteigenden Stromes eine primäre Zuckung geben würde. Diese Thatsachen sprechen aber zur Genüge für die Ansicht, dass die innere Polarisation auch die Ursache der veränderten Erregbarkeit im Elektrotonus ist.

Elektrochemische Molekulartheorie. — Die von mir aufgestellte „elektrochemische Molekulartheorie“ (s. S. 359) sucht die elektromotorischen Vorgänge im Nerven und Muskel mit den Erscheinungen der Erregung und dem Verhalten der Erregbarkeit im Elektrotonus in einen Zusammenhang zu bringen.

Diese Theorie verlegt die von Pflüger angenommenen Spannkräfte in die elektromotorischen Moleküle (s. Fig. 127). Die an den Längsschnittseiten der Moleküle angesammelten positiven Ionen seien oxydable Atomgruppen, die an den Querschnittseiten derselben abgelagerten Ionen mögen Sauerstoffatome sein. Aus der Ernährungsflüssigkeit nehme der Molekülkern diese Bestandtheile auf und erzeuge so die elektrischen Spannungen, welche wir an den Nerven- und Muskelfasern beobachten. Nimmt man als negatives Ion der Moleküle den O an, welcher von der lebenden Substanz assimilirt wird, so kann man sich vorstellen, dass durch jeden Reiz das labile Gleichgewicht, in welchem sich die Moleküle vermöge ihrer Anordnung und chemischen Beschaffenheit befinden, gestört wird, indem der gebundene O frei wird und sich mit den oxydabeln positiven Ionen des Moleküles verbindet. Der Molekülkern braucht bei diesem Vorgange nicht einer stärkeren chemischen Aenderung zu unterliegen als in der Ruhe und möge die Eigenschaft besitzen, aus der Ernährungsflüssigkeit wieder neue Ladungen aufzunehmen. Der Vorgang der Erregung und die mit ihr identische negative Schwankung besteht hiernach in einer mehr oder weniger starken Entladung der Moleküle, welche mit einem Spaltungs- und Oxydationsprocess in denselben zusammenfällt. Es folgt darauf die Restitution des Moleküls, bestehend in einer Wiederladung der Moleküle, welche als ein synthetischer Vorgang zu betrachten ist. Der erstere ist eine Dissimilirung, der zweite eine Assimilirung in der lebenden Substanz. Die Abnahme des Ruhestromes bei der negativen Schwankung ist das Zeichen für die Dissimilirung, das Wiederanwachsen desselben das Zeichen für die Assimilirung.

Während nun die angesammelten Ladungen der Moleküle die Spannkräfte derselben darstellen, muss man eine hemmende Kraft voraussetzen, welche die spontane Abgleichung der Ladungen verhindert. Eine solche Kraft ist in den molekularen und chemischen Anziehungen gegeben, welche die Verkettung der Moleküle und die Assimilirung ihrer Ladungen bedingt, analog den chemischen Anziehungen in den Molekülen einer explosiven Substanz. Sobald aber eine Störung in dem labilen Gleichgewicht jener beiden entgegenwirkenden Kräfte eintritt, so erfolgt eine Entladung der Moleküle. Diese kann einem elektrochemischen Processe verglichen werden, welcher stattfindet, wenn wir die mit positiven und negativen Ionen beladenen Metallplatten einer Zersetzungszelle oder Gasbatterie durch einen Kreis verbinden.

Es ist einleuchtend, dass durch einen mechanischen, chemischen oder thermischen Reiz der Zusammenhang und die chemische Constitution der Moleküle gestört werden kann und somit Erregung herbeigeführt wird. Insbesondere muss aber der elektrische Strom geeignet sein, das labile Gleichgewicht der Moleküle zu stören. Es werde in Fig. 127 durch die gezeichnete Molekülreihe ein Strom geleitet, so findet nach unserer Annahme eine Abscheidung von Ionen aus der Ernährungsflüssigkeit an den Längsschnitten der Moleküle statt. Der

Molekülfaden verhält sich so, wie der Metalldraht des Hermann'schen Kernleitermodells. In dem Bereiche der Anode lagern sich daher positive Ionen, in dem Bereiche der Kathode negative Ionen ab. Wir haben hieraus das Auftreten der elektrotonischen Ströme erklärt. Es lassen sich aber noch weitere Schlussfolgerungen aus dieser Theorie ziehen. Wenn in dem Bereiche der Kathode negative Ionen sich an dem Längsschnitt der Moleküle ablagern, so müssen sie sich hier mit den positiven derselben verbinden und dadurch eine Störung in dem labilen Gleichgewicht der Moleküle verursachen. Der an den Querschnitten der Moleküle gebundene O wird demnach frei und es tritt eine Entladung derselben ein, d. h. eine Erregung. Man kann annehmen, dass das durch den Strom abgeschiedene negative Ion ebenfalls O ist, dessen Wirkung sich zu der der freigemachten O-Atome hinzugesellt. Es muss demnach bei Schliessen des Stromes eine Erregung an der Kathode eintreten. Anders hingegen ist

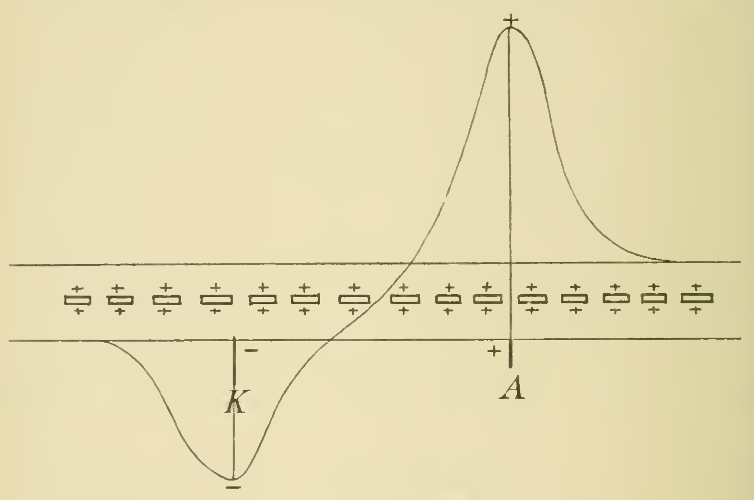


Fig. 127. Polarisation einer Molekülreihe.

der Process im Bereiche der Anode. An dieser lagern sich positive Ionen auf den Längsschnitten der Moleküle ab, welche die Bindung der vorhandenen positiven Ionen derselben nicht stören. Eine Erregung wird desshalb durch diesen Process nicht herbeigeführt werden. Im Gegentheil darf man annehmen, dass die Bindung der positiven Ionen durch diesen Vorgang in den Molekülen eine stärkere wird, und dass hierdurch das Molekül die Eigenschaft erhält, grössere Mengen negativer Ionen, d. h. O-Atome, aus der Ernährungsflüssigkeit zu binden.

Es erklären sich aus diesen Betrachtungen auch die Aenderungen der Erregbarkeit im Elektrotonus und die Erfolge bei der Oeffnung des Stromes, ganz in Uebereinstimmung mit der Pflüger'schen Theorie. Man sieht leicht ein, dass während der Stromesdauer die Moleküle an der Kathode in einem labileren Gleichgewichte verharren müssen als im unpolarisirten Zustande. Der Strom scheidet beständig daselbst negatives Ion ab, welches oxydirend auf die vorhandenen und auf diejenigen positiven Ionen einwirkt, welche durch den Ernährungsprocess

beständig zugeführt werden. Jeder einwirkende Reiz wird daher den gebundenen O der Moleküle leichter frei machen; die Molekularhemmung ist geschwächt, d. h. die Erregbarkeit ist gesteigert. Daraus ergiebt sich ferner, dass sich an der Kathode während des Stromschlusses ein dauernder Erregungszustand herstellt, der mit der Stromstärke wächst.

An der Anode wird hingegen das Gleichgewicht der Moleküle durch die Ablagerung positiver Ionen daselbst und die festere Bindung derselben durch den Strom ein stabileres. Man kann annehmen, dass mit der festeren Bindung der positiven Ionen auch eine festere Bindung des negativen Ion, des assimilirten O, einhergeht. Das Molekül ist daher im Zustande des Anelektrotonus auch befähigt, eine grössere Menge von O aus der Ernährungsflüssigkeit zu binden als gewöhnlich. Einwirkende Reize erfahren einen grösseren Widerstand; die Molekularhemmung ist verstärkt, d. h. die Erregbarkeit ist herabgesetzt.

Bei der Oeffnung des Stromes kann an der Kathode eine Erregung nicht stattfinden. Die Menge der positiven wie negativen Ionen an den Molekülen hat während der Stromesdauer abgenommen, und es beginnt daher mit dem Moment der Oeffnung daselbst der Vorgang der Assimilirung neuer Ionen aus der Ernährungsflüssigkeit, bis die Ladung wieder so stark geworden ist wie im normalen Zustande. Ja, es muss sogar, wie es die Beobachtung ergiebt, unmittelbar auf den Katelektrotonus ein Stadium geringerer Erregbarkeit folgen, welches durch den Verlust der Moleküle an Ladungen herbeigeführt wird (Modification). Diese Erschöpfung der Moleküle an Spannkräften ist nach starkem Strome so bedeutend, dass die Fortleitung der Erregung dadurch gehemmt wird.

Dagegen muss an der Anode bei der Oeffnung des Stromes eine Erregung eintreten. Denn sobald die Bindung der angesammelten positiven Ionen schwindet, erfolgt eine innere Entladung der Moleküle. Dieselben gehen aus dem stabilen wieder in den labilen Gleichgewichtszustand über. Die Molekularhemmung nimmt wieder an Stärke ab. Da die Moleküle während der Stromesdauer an der Anode eine grössere Menge von Ladungen, auch von O, aufgenommen haben, als sie im gewöhnlichen Zustande binden können, so tritt nach längerer Stromesschliessung starker Ströme eine länger dauernde Entladung, d. h. ein Oeffnungstetanus, ein. Dieser Zustand, in welchem die hemmende Kraft bereits abgenommen, die Grösse der Ladungen aber immer noch bedeutender ist, als im normalen Zustande, erklärt auch zur Genüge das unmittelbar nach dem Anelektrotonus erscheinende Stadium der erhöhten Erregbarkeit (Modification).

Man könnte die Frage aufwerfen, wesshalb an der Kathode nicht bei allen Stromstärken, auch bei den gewöhnlich angewendeten, immer eine tetanische Dauererregung stattfinde. Dies ist desshalb nicht der Fall, weil die abgelagerten positiven und negativen Ionen einen dem durchgeleiteten entgegengesetzt gerichteten Polarisationsstrom erzeugen. Dieser schwächt zwar den polarisirenden Strom in seiner äusseren Leitung nicht merklich; aber es entsteht an den Molekülen eine elektromotorische Kraft, welche den durch die Molekülreihe hindurchgehenden Stromfaden nahezu compensirt. In Fig. 128 sei ab die in der Ernährungsflüssigkeit liegende polarisirbare Molekülreihe, so gehen die

Stromfäden des polarisirenden Stromes sowohl durch diesen als auch durch die Ernährungsflüssigkeit. Der Stromfaden von der Richtung des Pfeiles i trete nun beim Schliessen in die Molekülreihe ein, so entsteht mit grosser Schnelligkeit in derselben eine polarisatorische Gegenkraft, welche einen Strom in der Richtung des Pfeiles p erzeugt. Der Stromfaden i wird daher nahezu compensirt werden, solange seine Kraft nicht das Maximum der Polarisation erreicht hat. Die Abscheidung der Ionen erfolgt im Moment der Schliessung mit grosser Schnelligkeit und sinkt schnell auf ein gewisses Minimum herab, so dass eine Erregung an der Kathode nur im Moment der Schliessung stattfindet und dann aufhört. Ueberschreiten aber die polarisirenden Ströme eine gewisse Grenze, und nähert sich der Stromfaden i in seiner Kraft dem Maximum der Polarisation oder übertrifft es, so erzeugt er einen stärkeren, dauernden Erregungszustand. Aber auch bei schwächeren polarisirenden Strömen haben wir einen dauernden geringen Erregungszustand anzunehmen, weil wie in einer Polarisationszelle der Polarisationsstrom den polarisirenden niemals vollständig compensirt. Ausserdem muss man sich vorstellen, dass durch den Vorgang der Ernährung immer neue positive Ionen in dem Bereiche

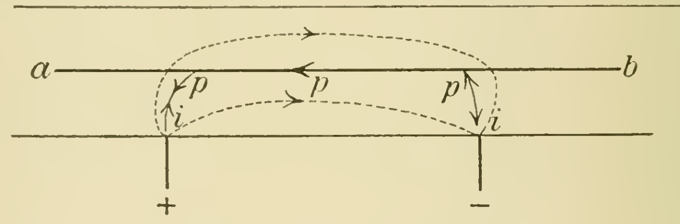


Fig. 128. Der innere Polarisationsstrom.

der Kathode an den Molekülen abgelagert werden, welche sich mit dem sich abscheidenden negativen Ion verbinden und eine Dauererregung unterhalten. Die Ruhe während der Dauer des Stromes von gebräuchlicher Stärke würde demnach darauf zurückzuführen sein, dass die Stromfäden in den Molekülreihen nahezu compensirt werden, so dass der Strom sich fast nur durch die andern leitenden Bestandtheile und Flüssigkeiten ergiesst. Im Muskel sehen wir schon bei Strömen von geringerer Dichte eine Dauererregung auftreten als im Nerven. Dieser Unterschied beruht vielleicht darauf, dass das Polarisationsmaximum im Muskel ein viel geringeres ist als im Nerven (Hermann, Bernstein).

Von Tigerstedt ist die Oeffnungserregung auf die Entstehung des inneren Polarisationsstromes bezogen worden. Allerdings geht ein innerer Polarisationsstrom an der Anodenstelle der Faser durch das indifferente Gewebe zur Kathodenstelle, sobald der polarisirende Strom geöffnet wird. Dieser Strom hat seine Kathode an der Anode des polarisirenden Stromes. Man könnte sich daher vorstellen, dass die Oeffnungserregung des polarisirenden Stromes die kathodische Schliessungserregung des inneren Polarisationsstromes sei. Indessen ist mit dieser Auffassung noch keine Erklärung für die kathodische Schliessungserregung gegeben. Die elektrochemische Molekulartheorie dagegen

führt diese Erregung wie die Entstehung der inneren Polarisation auf dieselbe Ursache zurück. Mit beiden Vorstellungen stimmt die von Tigerstedt beobachtete Thatsache, dass mit der Dauer der polarisirenden Ströme im Nerven sowohl die Oeffnungserregung als auch der Polarisationsstrom wächst.

Allgemeines Gesetz der elektrischen Erregung. — Das Gesetz der elektrischen Erregung ist von du Bois-Reymond ursprünglich in folgender Form hingestellt worden: „Nicht der absolute Werth der Stromdichtigkeit in jedem Augenblick ist es, auf den der Bewegungsnerv mit Zuckung des zugehörigen Muskels antwortet, sondern die Veränderung dieses Werthes von einem Augenblick zum andern, und zwar ist die Anregung zur Bewegung, die diesen Veränderungen folgt, um so bedeutender, je schneller sie bei gleicher Grösse vor sich gingen oder je grösser sie in der Zeiteinheit waren.“ Man hat dieses Gesetz auch so ausgedrückt, dass Erregungen durch positive oder negative Schwankungen der Stromdichte erzeugt werden, wenn dieselben mit einer gewissen Schnelligkeit erfolgen, dass dagegen das constante Fliessen des Stromes in gleichbleibender Dichte keine Erregung zur Folge hat. Beim Schliessen und Oeffnen des Stromes gehen jene Schwankungen der Stromdichte am schnellsten vor sich. Aber mit Hilfe des Schwankungsrheochords (s. S. 317) hat du Bois-Reymond gezeigt, dass das Ansteigen der Stromstärke (resp. -Dichte) und das Absinken derselben im Nerven, wenn dies mit hinreichender Geschwindigkeit geschieht, Zuckungen im zugehörigen Muskel hervorruft. Nachdem aber Pflüger sehr wahrscheinlich gemacht hatte, dass an der Kathode des constanten Stromes auch während der Stromesdauer Erregungen vorhanden sind, und dass man diese nicht etwa auf die Inconstanz der angewendeten Ströme zurückführen kann, wie man Anfangs vermuthete, so musste man das ursprüngliche du Bois'sche Gesetz modificiren und annehmen, dass neben der Schnelligkeit der Dichtigkeitsschwankung des Stromes auch die absolute Grösse der Stromdichte einen, wenn auch geringeren Einfluss auf die Erregung ausübe.

Nach der elektrochemischen Molekulartheorie lässt sich das Gesetz der elektrischen Erregung in Uebereinstimmung mit allen Beobachtungen befriedigend deuten. Es ist einleuchtend, dass die Erregungen um so stärker werden müssen, je schneller die Aenderungen der Stromdichte erfolgen. Die Stärke der kathodischen Erregung ist abhängig von der Menge der negativen Ionen, welche in der Zeiteinheit im Bereich der Kathode an den Molekülen abgeschieden werden. Je schneller daher der Strom ansteigt, desto grösser wird diese Menge in der Zeiteinheit sein. Steigt aber der Strom sehr langsam an, so dass die Abscheidung der Ionen langsam erfolgt, so wird dadurch eine merkbare Erregung nicht herbeigeführt werden. Beim Absinken des Stromes, wenn es mit gewisser Geschwindigkeit geschieht, tritt wiederum Erregung durch die Abgleichung der an der Anode angehäuften Ionen ein, und auch diese Erregung wird um so stärker sein müssen, je schneller die polarisirende Stromdichte sinkt, entsprechend der Ionenmenge, welche sich in der Zeiteinheit an den Molekülen verbinden.

Die Stärke der elektrischen Erregungen hängt daher durch eine bestimmte Funktion mit der Geschwindigkeit des Entstehens und Ver-

schwindens der inneren Polarisation im Nerven und wohl auch im Muskel zusammen.

Wenn man mit Hilfe eines Rheochords einen Strom langsam ein- und ausschleicht, so treten dabei meist keine merklichen Erregungen ein. Um zu ermitteln, in welcher Beziehung die Schnelligkeit der Stromesschwankung und die Höhe, auf welche sie steigt oder von der sie herabsinkt, zu der Grösse der Erregung stehen, hat man Apparate zu construiren gesucht, durch welche die Stromstärke geradlinig, d. h. der Zeit proportional, mit verschiedener Geschwindigkeit ansteigt oder fällt. Das hierzu construirte Schwankungsrheochord (Bernstein) und das auf einem andern Princip beruhende Ortho-rheonom (Fleischl) haben aber bisher noch keine gesetzmässigen Beziehungen ergeben. Bei ferneren Versuchen wird es gerathen sein, von der Betrachtung der inneren Polarisation auszugehen. Es ist aber hierbei wohl zu beachten, dass die Muskelzuckung keineswegs ein der Nervenerregung proportionales Maass ist, und dass man daher auch die im Nerven selbst zu beobachtenden Vorgänge, negative Schwankung und Elektrotonus, resp. innere Polarisation, in ihrem Verhalten untersuchen muss.

Inductionsströme. — Die stark erregende Wirkung der Inductionsströme, wie der Schläge statischer Elektricität, hat man auf die sehr schnelle Schwankung ihrer Stromdichte zurückgeführt. Es könnte den Anschein haben, als ob bei dieser Art der elektrischen Erregung die Ursache derselben nicht auf innerer Polarisation beruhe, weil die elektrolytische Wirkung solcher Ströme eine zu geringe sei. Indessen ist nach der neueren Elektricitätslehre eine jede Leitung durch einen zersetzbaren Leiter als eine elektrolytische anzusehen. Ausserdem lässt sich nachweisen, dass bei der Anwendung von Inductionsströmen die Erregung vornehmlich an der Kathode stattfindet. Eine der Oeffnungserregung entsprechende Erregung an der Anode des Inductionsstromes lässt sich nur bei länger dauernden Inductionen nachweisen. Es ist daher anzunehmen, dass jede noch so kurz dauernde elektrische Strömung durch innere Polarisation erregt. Abgesehen davon erzeugen freilich sehr starke Schläge oder Funken thermische und mechanische Wirkungen.

Dauer der Ströme. — Der Einfluss der Dauer constanter Ströme auf die Grösse der Erregung ist von Fick untersucht worden, indem er eine Feder über eine Metallplatte mit verschiedener Geschwindigkeit schleifen liess und dadurch den Strom kurzdauernd schloss. Er fand, dass die Erregung durch schwächere Ströme mit der Zeitdauer bis zu einem Maximum zunimmt. Je schwächer die Ströme sind, desto grösser ist die Zeit der Stromesdauer, bei welcher das Maximum der Erregung eintritt; je stärker sie sind, um so schneller wird das Maximum erreicht, so dass starke Ströme schon bei momentaner Schliessung dieselbe Zuckung geben wie bei dauerndem Schluss. Auch diese Thatsachen lassen sich sehr wohl im Sinne der elektrochemischen Theorie deuten. Denn mit der Dauer des Stromes wächst Anfangs schnell, dann immer langsamer die Stärke der Polarisation und erreicht nach kurzer Zeit ein Maximum, und zwar um so schneller, je stärker der polarisirende Strom ist. Dem entsprechend wird die Erregung auch mit der Dauer des Stromes in gewissem Verhältniss zunehmen und zwar um so schneller, je stärker der Strom ist.

Verhalten des künstlichen Querschnittes gegen den Strom. — Von Hering und Biedermann ist gezeigt worden, dass der Nerv und Muskel am künstlichen Querschnitt durch die daselbst aus- oder eintretenden Stromfäden nicht erregt wird. Legen wir die Anode eines constanten Stromes an einen Punkt des Längsschnittes und die Kathode an den centralen Querschnitt eines motorischen Nerven, so tritt bei der Schliessung des mittelstarken aufsteigenden Stromes keine Zuckung ein, wohl aber bei der Oeffnung, während der absteigende Strom eine Schliessungszuckung, aber keine Oeffnungszuckung giebt. Ebenso verhält sich auch der Muskel. Ein vom Längsschnitt zum künstlichen Querschnitt gerichteter Strom im Muskel erzeugt ebenfalls keine Schliessungszuckung, wohl aber der entgegengesetzt gerichtete Strom. Es folgt hieraus, dass weder die Kathode beim Schliessen, noch die Anode beim Oeffnen eine Erregung herbeiführt, wenn sie dem künstlichen Querschnitt anliegen. Dasselbe ist auch der Fall, wenn die Pole einer abgestorbenen Stelle des Nerven oder Muskels angelegt werden. Am künstlichen Querschnitt haben wir aber ebenfalls eine abgestorbene Schicht anzunehmen. Man wird hieraus schliessen dürfen, dass am künstlichen Querschnitt weder An- noch Katelektrotonus entstehen kann, auch nicht an der Grenze der todten und lebenden Substanz daselbst. Nach der elektrochemischen Molekulartheorie ist dieses wichtige Verhalten der Faser daraus zu erklären, dass die Abscheidung von Ionen am Querschnitt des Moleküls das labile Gleichgewicht desselben nicht stört.

Richtung des Stromes gegen die Axe der Faser. — Wir haben bis jetzt immer nur den Fall betrachtet, in welchem die Ströme durch den Nerven oder Muskel in der Richtung der Längsaxe hindurchgeleitet werden. Doch hat man dabei sehr wohl zu beachten, dass die durch Elektroden zweien in gewisser Entfernung befindlichen Längsschnittpunkten zugeführten Ströme durch quer und schräg gerichtete Curven in die Längsaxe der Faser eintreten (s. Fig. 128). Es ist daher von principieller Wichtigkeit, zu untersuchen, wie sich genau geradlinige Stromfäden in beliebiger Richtung gegen die Nerven- und Muskelfaser verhalten.

Schon Galvani hatte sich die Frage vorgelegt, ob ein quer durch den Nerven geleiteter Strom denselben erregen könne, indem er einen nassen Faden quer gegen den Nerven anlegte und durch jenen einen Strom leitete. In diesem Falle ist die Erregung eine sehr schwache oder Null. Eine bessere Art des Versuches besteht darin, dass man den Nerven eines Präparates auf einer feuchten, rechteckigen Thonplatte gestreckt lagert und durch diese den Strom von zwei gegenüberliegenden Seiten aus in geraden Stromeslinien leitet. Ist der Nerv parallel den Stromlinien gelagert, so ist die Reizung ein Maximum, bildet er einen Winkel mit diesen Linien, so nimmt die Erregung bis zu 90^0 zu einem Minimum und bei mässigen Strömen bis zu Null ab (Bernheim, Bernstein). Dieses Resultat ist in späteren Versuchen von Fick mit Hilfe der Trogmethode bestätigt worden, bei welcher der Nerv in einen parallelepipedischen, mit Flüssigkeit (0,6%iger ClNa-Lösung) gefüllten Trog gestreckt eingelegt wird, während der Strom in geradlinigen Curven unter verschiedenen Winkeln gegen den Nerven durchgeleitet wird. Die Versuche machten es sehr wahrscheinlich,

dass genau quergerichtete Stromfäden von beliebiger Dichte die Nervenfaser nicht zu erregen vermögen. Aber diese Versuche sind mit dem Fehler behaftet, dass der Nerv an der Oberfläche der Flüssigkeit, wo er heraustaucht, von kleinen, nicht queren Stromescurven in kurzer Ausdehnung durchflossen wird. Ganz reine und einwurfsfreie Versuche dieser Art lassen sich daher nur am curarisirten Muskel anstellen (Bernstein und Leicher), wenn man diesen ganz in die Flüssigkeit versenkt. Bringt man einen parallelfaserigen Muskel, am besten den M. sartorius des Frosches, wie Fig. 129 zeigt, gestreckt in einen mit der Flüssigkeit gefüllten Trog TT und leitet den Strom durch die Platten PP in parallelen Stromfäden hindurch, so lässt sich Folgendes beobachten. Ist der Muskel an seinen Sehnenenden unverletzt, so zuckt er am stärksten beim Schliessen und Oeffnen, wenn er wie M_1 den Stromfäden parallel liegt; bildet er einen Winkel mit diesen (M_2), so nimmt die Zuckung ab, je grösser dieser Winkel ist und nähert sich einem Minimum oder verschwindet auch, wenn der Durchströmungswinkel 90° (M_3) geworden ist. Aber bei stärkeren Strömen finden auch bei 90° noch immer Zuckungen statt. Das letztere ist indess darauf zurückzuführen, dass durch die unregelmässig gestalteten, nicht hinreichend parallelfaserigen Sehnenenden die Stromfäden nicht quer hindurchgehen.

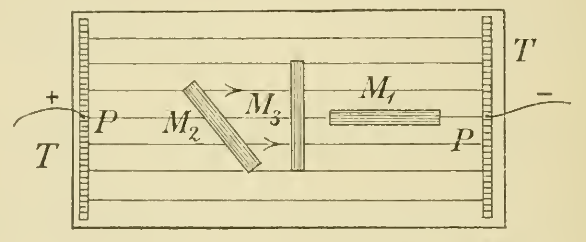


Fig. 129. Winkelrichtung des Stromes gegen den Muskel.

Daher ist es erforderlich zur Entscheidung der Frage, die Sehnenenden abzutödten. An einem solchen Muskel beobachtet man nun die sehr wunderbare Erscheinung, dass er in keiner Lage, weder in querer noch paralleler, noch in irgend einer Winkelrichtung gegen die Stromfäden, selbst durch die stärksten Ströme, erregt werden kann, obgleich der Muskel bei Zuleitung schwacher Ströme zu den lebenden Längsschnittstellen heftig zuckt. Hiermit ist endgültig bewiesen, 1. dass die Muskelfaser durch quergerichtete Stromfäden nicht erregt werden kann; 2. dass die Erregung nur an den Stellen der Faser stattfinden kann, an welchen Stromfäden in lebende Längsschnittpunkte eintreten; und 3. dass innerhalb eines longitudinal in der Faser verlaufenden Stromfadens an keinem Punkte Erregung stattfindet.

Es folgt aus der theoretischen Betrachtung des Vorganges noch mehr. Wenn man annehmen wollte, dass bei der Durchleitung des Stromes die Abscheidung der Ionen nur an der Oberfläche der Fasern stattfände, so würde bei querer Durchleitung eine Erregung des Muskels an der Kathodenseite erfolgen müssen, so dass er, ähnlich wie im Engelmann'schen Versuch (s. S. 441), sich nach dieser Seite hin krümmen müsste. Dies ist aber nicht der Fall, und wir dürfen daraus

schliessen, dass die sich im Innern abscheidenden positiven und negativen Ionen einander so nahe liegen, dass sich ihre Wirkungen auf die lebende Substanz gegenseitig aufheben. Dass diese Ionen bei querer Durchleitung vorhanden sind, lässt sich durch Beobachtung des Polarisationsstromes nachweisen. Es kann daher meiner Meinung nach die Aufhebung ihrer Wirkung am besten daraus erklärt werden, dass sie sich nicht nur an den Oberflächen der Fasern, sondern an den feinsten Molekülfäden ablagern. Somit kann das Verhalten der Fasern bei der Querdurchströmung als eine Stütze der Molekulartheorie betrachtet werden. Dass auch bei schräger Durchströmung unter beliebigem Winkel keine Erregung stattfindet, lässt sich leicht begreifen; denn solange die Stromfäden parallel und überall von gleicher Dichte sind, werden sich immer an zwei gegenüberliegenden Punkten einer Molekülreihe äquivalente Mengen von + und — Ionen ablagern, welchen Werth auch der Durchströmungswinkel haben möge. Die longitudinal gerichteten Stromfäden erzeugen ferner zwischen den Molekülen eines Molekülfadens keine Polarisation, da diese durch chemische Bindung vereinigt sind.

Elektrische Erregung im lebenden Körper. — Auch an den motorischen Nerven des lebenden Körpers von Thieren und Menschen hat sich die Richtigkeit des Zuckungsgesetzes und der elektrotonischen

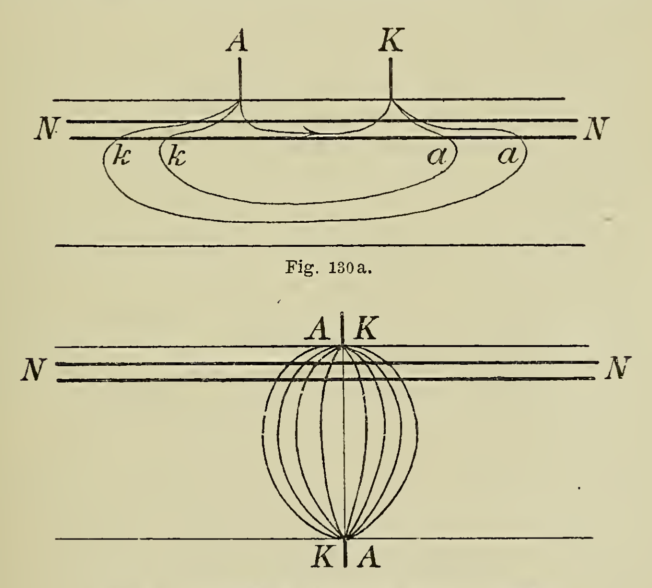


Fig. 130a.

Fig. 130b. Elektrische Reizung im lebenden Körper.

Erregbarkeitsänderungen bestätigt. Setzt man aber am unverletzten Körper die Elektroden auf die Haut oberhalb der Nerven auf, so hat man wohl zu berücksichtigen, dass die Ströme nach den Gesetzen der Elektricität keineswegs in der geraden Verbindungslinie zwischen den Elektroden durch den Nerven laufen, sondern in weiten Stromescurven durch das Gewebe fliessen. Von beiden Elektroden aus gehen daher durch den Nerven Stromfäden sowohl in absteigender wie aufsteigender

Richtung. Dadurch kann es kommen, dass, wie Fig. 130a zeigt, der Anelektrotonus, welcher bei *A* im Nerven herrscht, in dem Stromzweige *A k a K* bei *k* in einen Katelektrotonus und der Katelektrotonus bei *K* in einen Anelektrotonus bei *a* übergeht. Die verminderte Erregbarkeit an der Anode und die erhöhte an der Kathode ist daher nur unmittelbar an diesen festzustellen. Aus diesem Grunde fällt auch selbst bei starken aufsteigenden Strömen die Schliessungszuckung nicht aus, weil der peripherwärts bei *k* entstehende Katelektrotonus auch in diesem Falle erregt. Setzen wir dagegen nur eine Elektrode über dem Nerven auf, wie Fig. 130b zeigt, die andere an eine indifferente Stelle der Haut, so ergiebt sich nur eine Schliessungszuckung, wenn die Kathode, und nur eine Oeffnungszuckung, wenn die Anode über dem Nerven steht. In diesem Falle überwiegt die anodische oder kathodische Polarisation im Nerven, wenn die Anode oder Kathode auf dem Nerven liegt. Dies ist die sog. Kathodenschliessungszuckung und Anodenöffnungszuckung der Elektrotherapeuten (Brenner), die auch als ein Beweis für die polare Erregung durch den Strom betrachtet worden ist, aber erst aus dem allgemeinen Erregungsgesetz nach Berücksichtigung des Verlaufs der Stromescurven abgeleitet werden kann (s. Fig. 130b).

Elektrotonus sensibler Nerven. — Auch an sensibeln Nerven ist der Elektrotonus und das Gesetz der polaren Erregung bestätigt worden (Pflüger und Zurhelle). Dies kann man nur durch reflectorische Zuckungen constatiren, welche durch Reizung sensibler Nerven hervorgerufen werden. Wenn man den Stamm des N. ischiad. eines Frosches mit ClNa-Lösung oder Inductionsströmen reizt, und nach der Peripherie zu in der Nähe der gereizten Stelle die Pole eines constanten Stromes anbringt, so erzeugt der absteigende Strom eine Schwächung oder ein Verschwinden der Zuckungen durch Anelektrotonus, der aufsteigende durch Katelektrotonus eine Verstärkung derselben. Wenn man einen starken Strom aufsteigend durch den sensibeln Nerven leitet, so entsteht beim Schliessen Schmerz, aber nicht beim Oeffnen, weil in der centropolaren Strecke beim Schliessen der Katelektrotonus entsteht; dagegen erzeugt der absteigende Strom beim Schliessen nicht, wohl aber beim Oeffnen Schmerz, weil beim Oeffnen der Anelektrotonus der centropolaren Strecke verschwindet. Diese Thatsachen stimmen mit dem Pflüger'schen Gesetze wohl überein. Schon von älteren Beobachtern (Marianini, Matteucci) ist bemerkt worden, dass der Strom auch während seiner Dauer auf der Haut an der Kathode Schmerz verursacht, nicht aber an der Anode. Ebenso verursacht ein durch den Nervenstamm aufsteigend geleiteter Strom dauernde Schmerzempfindung. Diese Thatsache ist demnach als eine Dauererregung an der Kathode zu betrachten; bei der Durchleitung durch die Haut combinirt sich zur Erregung der Nervenfaser aber auch diejenige der Nervenendorgane. Ebenso ist die Erregung der Sinnesnerven durch den Strom ein complicirterer Vorgang, weil auch die Endorgane mit durchströmt werden. Daher wird dieser Gegenstand bei den Sinnesorganen zu erörtern sein. Doch ist nach unseren Kenntnissen anzunehmen, dass auch bei diesen Nerven sich das Gesetz der elektrischen Erregung bestätigt (s. 12. Cap. B. 2. a). Ebenso scheinen sich auch Nerven anderer Funktion, z. B. die Hemmungsnerven des Herzens (Landois).

jenen Gesetzen unterzuordnen. Leitet man durch den N. vagus einen starken constanten Strom, nachdem der andere Vagus durchschnitten ist, so beschleunigt sich der Herzschlag, weil die hemmenden Erregungen vom verlängerten Mark her die polarisirte Strecke nicht überschreiten können. Wird aber ein mittelstarker Strom aufsteigend durch den Vagus geleitet, so vermindert sich die Zahl der Herzschläge, weil die centropolare Strecke in den Zustand des Katelektrotonus versetzt wird, während der absteigende mittelstarke Strom in Folge des centropolaren Anelektrotonus die Zahl der Herzschläge vermehrt.

3. Die Ernährung des Nerven und seine Reizbarkeit.

Zur Unterhaltung der Funktion des Nerven ist eine ausreichende Ernährung vom Blute aus und durch die aus diesem stammenden Parenchymflüssigkeiten erforderlich. Im Vergleich zum Muskel ist aber offenbar der Stoffwechsel des Nerven ein sehr viel geringerer. Dies geht schon aus dem Umstande hervor, dass die Nerven viel weniger Blutgefässe enthalten als die Muskeln, und lässt sich auch durch andere physiologische Unterschiede begründen. Aber nach der Pflüger'schen und der oben angegebenen elektrochemischen Theorie der Nerventhätigkeit haben wir bei der Thätigkeit einen chemischen Process der Dissimilirung anzunehmen, also einen Verbrauch von Stoffen; auch muss man im Ruhezustande einen Stoffwechsel im Nerven voraussetzen, der wie im Muskel in einer entsprechend geringeren Dissimilirung und in einer zur Deckung des Verlustes hinreichenden Assimilirung von Stoffen besteht. Hierzu kommt noch, dass ebenso wie beim Muskel die Entfernung der Stoffwechselproducte ein wesentlicher Faktor bei der Ernährung ist.

Chemische Vorgänge im Nerven. — Man hat sich bemüht, die chemischen Vorgänge zu ermitteln, welche im Nerven bei der Thätigkeit stattfinden, doch bisher ohne nennenswerthen Erfolg. Funke hat die von du Bois-Reymond über die chemische Reaktion des Muskels vorgenommenen Versuche am Nerven wiederholt und giebt an, dass der frische, ruhende Nerv auf dem Querschnitt neutral oder schwach alkalisch reagire, und dass diese Reaktion bei anhaltender Thätigkeit durch Tetanisiren mit elektrischen Strömen in eine saure übergehe. Noch deutlicher waren diese Resultate am Querschnitte des Rückenmarkes von curarisirten Fröschen und Kaninchen, welches ja in seinen weissen Strängen wesentlich aus Nervenfasern besteht. Auch Strychninvergiftung rief saure Reaktion des Rückenmarkes hervor. Ebenso fand Funke beim Absterben des Nerven und des Rückenmarkes nach dem Tode das Auftreten einer sauren Reaktion; dieselbe konnte schnell durch Abtödten der Nerven in der Wärme von 45° bis zur Siedehitze herbeigeführt werden. Schnelles Sieden erzeugte zum Unterschiede vom Muskel keine alkalische, sondern auch saure Reaktion. Bei den Versuchen am Rückenmark kommt aber auch das Verhalten der grauen Substanz derselben in Betracht. In späteren Versuchen hat Gescheidlen festgestellt, dass im frischen Zustande die weisse Substanz der Centralorgane neutral, die graue jedoch sauer reagire. Es ist fraglich, ob die saure Reaktion der grauen Substanz nicht erst eine Folge des schnellen Absterbens ist und ob sie während des Lebens

im Ruhezustande bei normaler Ernährung vorhanden ist. Durch Erwärmen auf 45—50° und beim Sieden geht die neutrale Reaktion der weissen Substanz in die saure über; die saure Reaktion der grauen Substanz wird dabei stärker. Diese Thatsachen stimmen zu der später zu begründenden Ansicht (s. 11. Cap. B. 1.), dass in der grauen Substanz der Centralorgane der Stoffwechsel ein bedeutenderer ist, als in der nur aus Fasern bestehenden weissen.

Welche Stoffe in dem Nervengewebe dem Verbrauche unterliegen, ist bis jetzt nicht ermittelt, ebenso wenig welche Säure beim Absterben und, wie es scheint, auch in der Thätigkeit sich in demselben bildet. Von den im Nervengewebe enthaltenen Stoffen ist wohl das Lecithin und das Cholesterin von besonderer Bedeutung. Die in dem Nervengewebe gefundenen Säuren sind Milchsäure und Glycerinphosphorsäure, letztere als Zersetzungsproduct des P-haltigen Lecithins (s. Anhang).

Ermüdung und Erholung des Nerven. — J. Ranke hat nach Analogie der Vorgänge im Muskel angenommen, dass sich im Nerven bei der Thätigkeit auch sog. Ermüdungsstoffe bilden und hat als einen solchen auch für den Nerven die CO_2 bezeichnet, welche ja von jedem Gewebe erzeugt wird. Er findet, dass CO_2 die Erregbarkeit des Nerven herabsetzt und dass sich der Nerv in O-haltiger Luft wieder von der Einwirkung der CO_2 erholt. Damit ist freilich nicht erwiesen, dass bei der Thätigkeit im Nerven eine Mehrproduction von CO_2 stattfindet und dass diese durch Anhäufung eine Ermüdung desselben verursacht; alle anderen Säuren setzen auch die Erregbarkeit des Nerven herab; es könnte daher auch die Milchsäure oder vielleicht Glycerinphosphorsäure zu den ermüdenden Stoffen des Nerven gerechnet werden.

Es ist untersucht worden, ob an den Nerven überhaupt der Vorgang der Ermüdung zu constatiren ist. An dem motorischen Nerven kann man die Ermüdung durch Reize nicht unmittelbar beobachten, weil der zugehörige Muskel nur den in ihm stattfindenden Ermüdungsvorgang anzeigt. In den von mir hierüber angestellten Versuchen hat sich aber ergeben, dass der Muskel sehr viel schneller ermüdet als der Nerv. Dies lässt sich durch folgenden Versuch nachweisen. Es werden von zwei Nerv-Muskelpräparaten die centralen Enden der beiden Nerven auf die Elektroden eines Inductionsapparates gelegt. Durch einen der beiden Nerven wird dicht am Muskel ein starker constanter Strom in auf- oder absteigender Richtung hindurchgeleitet, und nun werden beide Nerven mit mässig starken, doch maximalen Inductionsströmen tetanisirt. Während der Muskel des polarisirten Nerven in Ruhe bleibt, weil die Nervenerregungen in der polarisirten Strecke gehemmt werden, geräth der des anderen Nerven in heftigen Tetanus, welcher nach Verlauf mehrerer Minuten durch Ermüdung bis auf geringe Reste abgesunken ist. Wird nun der constante Strom in dem Nerven geöffnet, so entsteht sofort heftiger Tetanus in dem zugehörigen Muskel. Daraus folgt, dass der Nerv während der Reizzeit nicht merklich ermüdet worden ist. Man kann eine mässige Reizung des Nerven sehr lange fortsetzen, ohne dass eine Ermüdung desselben herbeigeführt wird.

Durch sehr starke, eingreifende Reize jedoch kann man auch im Nerven einen Zustand der Ermüdung hervorrufen, in welchem derselbe

an der direct gereizten Stelle unerregbar und leitungsunfähig wird, von welcher er sich aber innerhalb kurzer Zeit unter günstigen Bedingungen wieder vollständig erholt. Ausserhalb der direct gereizten Stelle ist der Nerv selbst durch die stärksten anhaltenden Reize nicht merklich zu ermüden. Solche Versuche müssen am lebenden Thiere ohne Verletzung der Nerven vorgenommen werden, damit eine vollständige Restitution durch die Ernährung wieder eintreten kann. Zu diesem Zwecke reizt man den Nerven an einer centralen Stelle mit mässigen Strömen, indem man die Höhe der Muskelzuckung als Maass für die Reizbarkeit aufzeichnet; ermüdet man alsdann den Nerven an einer tieferen Stelle durch starke, 5—10 Minuten hindurchgeleitete Inductionsströme, so beobachtet man, dass die Reizung der centralen Stelle unwirksam geworden ist. Nach wenigen Minuten hat sich der Muskel von seiner Ermüdung wieder erholt, da eine Reizung des Nerven unterhalb der ermüdeten Stelle starke Zuckung giebt. Hingegen bleibt diese Stelle etwa 15—30 Minuten lang leitungsunfähig, und dann beginnt unter günstigen Bedingungen der Ernährung die Erholung des Nerven; man beobachtet, dass die Reizung der centralen Stelle allmählig wachsende Zuckungen giebt. Den Grössen dieser Zuckungen entsprechend schreitet die Restitution des Nerven Anfangs langsam unter mehrfachen Schwankungen, dann immer schneller werdend und schliesslich wieder langsamer steigend vor, so dass derselbe nach Verlauf einer halben Stunde sich fast vollständig wieder erholt hat. Auch andere Reize können zur Hervorrufung eines Ermüdungszustandes angewendet werden, der chemische Reiz durch Einwirkung verdünnter Säuren (Milchsäure), der mechanische Reiz durch Hämmern des Nerven und der thermische durch kurzes Erwärmen auf 50—60° C. In allen diesen Fällen tritt eine Leitungsunfähigkeit der gereizten Nervenstelle ein, die nach einiger Zeit der Erholung wieder verschwindet.

Auch an sensibeln Nerven lässt sich derselbe Ablauf der Ermüdung und Erholung beobachten, wenn man die Durchgängigkeit derselben mittels elektrischer Hautreizung prüft und die Grösse der reflectorischen Bewegung als Maass für dieselbe benutzt.

Man könnte gegen die angewendete Versuchsmethode den Einwurf machen, dass die starke Reizung an der betroffenen Stelle nicht nur eine Ermüdung in physiologischem Sinne, sondern auch eine tiefer greifende Alteration des Nerven herbeiführe. Es ist in der That bemerkenswerth, dass, wie schon angegeben, die Fortpflanzung der stärksten Erregungen im Nerven keine merkliche Ermüdung zur Folge hat, und dass diese nur an der direct betroffenen Stelle den Nerven zeitweise funktionsunfähig machen. Es würde aus alledem folgen, dass unter physiologischen Verhältnissen bei normaler Ernährung überhaupt eine Ermüdung des Nerven selbst bei den stärksten Anstrengungen nicht vorkommt. Nichts desto weniger ist es doch von Interesse, auch im Hinblick auf pathologische Vorgänge, einen Zustand im Nerven zu untersuchen, welcher entschieden mit Ermüdung verknüpft ist. Wie weit hierbei die Alteration des Nerven geht, ist fraglich und noch zu erforschen. Ist der Nerv noch stärkeren oder länger dauernden Einwirkungen ausgesetzt, so stirbt er gänzlich ab, und seine Funktion kann nur durch eine Regeneration, d. h. durch Wachsthumsprocesse, wiederhergestellt werden. Man darf daher voraussetzen, dass die durch

jene Versuche erzeugte künstliche Ermüdung nicht mit tiefer eingreifenden Strukturveränderungen verknüpft ist. Auch ist in Betracht zu ziehen, dass Ermüdung und Absterben wie beim Muskel Vorgänge sind, welche unmerklich in einander übergehen.

Auch auf anderem Wege ist bestätigt worden, dass lang dauernde mässige Reizung eine merkliche Ermüdung des Nerven nicht hervorrufen kann. Wedenski hat gefunden, dass die negative Schwankung des Nervenstromes bei stundenlanger Reizung ungeschwächt bestehen bleibt, und Bowditch hat bemerkt, dass man an curarisirten Thieren den Nerven stundenlang reizen kann, ohne dass Ermüdung eintritt, da beim allmähligen Aufhören der Curarelähmung Muskelzuckungen erscheinen. Wenn aber Bowditch daraus geschlossen hat, dass der Nerv überhaupt unermüdbar sei, und dass in demselben bei der Thätigkeit gar kein Stoffverbrauch stattfinde, so ist ein solcher Schluss nicht gerechtfertigt. Vielmehr müssen wir folgern, dass der Stoffverbrauch im Nerven nur ein sehr geringer ist, und dass unter günstigen Ernährungsbedingungen bei mässiger Reizung dieser Verbrauch durch den Zufluss chemischer Spannkräfte gedeckt wird. Die starke Reizung hingegen, welche ich in meinen Versuchen angewendet habe, erschöpft an der getroffenen Stelle den Vorrath an Spannkräften der Art, dass eine längere Zeit der Ansammlung neuer Spannkräfte zur Herstellung der Funktion erforderlich ist. Wahrscheinlich spielt hier wie im Muskel auch die Anhäufung gewisser Stoffwechselproducte eine wesentliche Rolle. In der Zeit der Erholung dürfte daher mit der Ansammlung neuer chemischer Spannkräfte auch die Ausscheidung der Zersetzungsproducte, resp. Ermüdungsstoffe, Hand in Hand gehen. In Folge des langsamen Stoffwechsels im Nerven ist die Zeit der Erholung nach völliger Erschöpfung desselben eine längere als beim Muskel.

Thermisches Verhalten. — Dass der Stoffwechsel im Nerven bei der Thätigkeit ein sehr minimaler ist, geht auch aus thermischen Versuchen hervor. Helmholtz und ebenso Heidenhain haben auf thermoelektrischem Wege eine merkliche Wärmebildung im Nerven bei der Reizung desselben nicht feststellen können. Entgegenstehende Angaben von Valentin und Schiff verdienen wegen der vielen Fehlerquellen kein Zutrauen. Daraus darf man aber ebensowenig wie aus den Bowditch'schen Versuchen schliessen, dass im Nerven kein Mehrverbrauch an Stoffen und gar keine damit verbundene Wärmebildung bei der Thätigkeit stattfinde. Vielmehr geht daraus nur hervor, dass die lebendige Kraft der Nervenerregung eine sehr geringe absolute Grösse besitzt. Diese kann aber vollkommen ausreichend sein, um die in den peripheren und centralen Organen stattfindenden Auslösungen zu bewirken.

Druck auf den Nerven. — Durch Druck auf den Nerven kann eine vorübergehende Unterbrechung der Leitung in demselben stattfinden. Darauf beruht das sog. Einschlafen der Gliedmaassen, wenn z. B. beim Sitzen der N. ischiad. durch das Tuber ischii gedrückt wird, oder im Schlafe bei nach oben gelagertem Arme der Humeruskopf auf den Plexus brachialis drückt. Sowohl die willkürliche Bewegung wie die Empfindung kann in den betroffenen Theilen der Extremitäten hierbei aufgehoben sein; beide kehren aber nach Aufhören des Drucks bald wieder. Dabei bemerkt man eine unangenehme

kribbelnde Empfindung in der Haut. Sehr lange anhaltender Druck kann andauernde Lähmungen zur Folge haben.

Reizbarkeit verschiedener Nervenstellen. Absterben des Nerven. — Die Reizbarkeit des lebenden und des absterbenden Nerven ist vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Als lebender Nerv kann streng genommen nur der ganz unverletzte, in seinen natürlichen Verbindungen belassene Nerv des lebenden Körpers angesehen werden; selbst der ganz frische Nerv eines eben getödteten Thieres und noch mehr der herausgeschnittene muss schon als absterbender bezeichnet werden.

Nach dem Tode des Organismus schreitet das Absterben der motorischen Nerven von den centralen nach den peripheren Enden hin vor. Dies ist das sog. Ritter-Valli'sche Gesetz des Absterbens der Nerven. Ritter, Pfaff und Valli hatten gefunden, dass nach dem Tode des Thieres die Reizbarkeit an den centralen Nervenstellen zuerst schwindet und dass dieselbe nach der Peripherie des Nerven hin allmählig erlischt. Du Bois-Reymond macht darauf aufmerksam, dass dieses Verhalten sich auch aus einem gleichmässigen Absterben in der ganzen Länge würde erklären lassen, wenn dabei die Fähigkeit der Fortpflanzung abnehme. An den sensibeln Nerven kann man den Ablauf des Absterbens nicht constatiren.

An dem frischen herausgeschnittenen und am centralen Ende mit Querschnitt versehenen Nerven lässt sich ebenfalls ein Absterben vom centralen nach dem peripheren Ende hin beobachten. An demselben kann man aber eine verschiedene Reizbarkeit in seiner Länge constatiren. Pflüger hat an den motorischen Nerven des Frosches durch elektrische Reizung nachgewiesen, dass die Reizbarkeit an dem centralen Ende am grössten ist und nach dem Muskel hin abnimmt. Es ist aber von Heidenhain bemerkt worden, dass die Anlegung eines Querschnittes an jeder Stelle des Nerven die Reizbarkeit unmittelbar erhöht, bevor das Absterben eintritt, und daher eingewendet worden, dass sich daraus die höhere Erregbarkeit des centralen Querschnittsendes erkläre. Hiergegen hat Pflüger wiederum gezeigt, dass wenn man einen Nerven mit einem centralen, einen anderen mit einem peripheren Querschnittsende über dieselben Elektroden einer Inductionsspirale legt, der erstere auf schwächere Ströme reagirt als der letztere. Auch an solchen Präparaten, in welchen der Nerv nicht von dem Rückenmark abgeschnitten ist, zeigt dieser eine von der Peripherie nach dem Centrum hin wachsende Reizbarkeit. An dem im Körper eingebetteten unverletzten Nerven lässt sich die elektrische Reizung nicht mit der nöthigen Sicherheit abstufen, doch haben Helmholtz und Baxt bei Reizung des Plex. cervical. von der Haut aus schon durch schwächere Ströme Zuckungen des Daumenballenmuskels erhalten als bei Reizung des N. median. am Handgelenk. Hiernach kann man in der That annehmen, dass in dem normal ernährten Nerven die Reizbarkeit von der Peripherie nach dem Centrum hin zunimmt.

An dem absterbenden Nerven sind die Aenderungen der Reizbarkeit von Rosenthal genauer untersucht worden. Er findet, dass beim vorschreitenden Absterben von dem Centrum nach der Peripherie hin eine jede Stelle vor dem Absterben einen Zustand erhöhter Reizbarkeit annimmt. Darauf ist auch die Erhöhung der Reizbarkeit durch

Anlegung eines Querschnittes zurückzuführen. In dem ersten Stadium des Absterbeprocesses findet demnach eine Erhöhung der Reizbarkeit statt, auf welche dann ein continuirliches Sinken derselben folgt. Um dieses Verhalten zu erklären, kann man sich im Sinne der Pflüger-schen Theorie vorstellen, dass das labile Gleichgewicht, in welchem sich die Moleküle der Nervensubstanz befinden, im ersten Stadium des Absterbens sich erhöht, indem die Molekularhemmung schwächer wird, bevor noch die Menge der Spannkraft merklich abgenommen hat. Sehr oft ist daher schnelles Absterben mit spontanen Erregungen verbunden; z. B. sieht man oft, dass Präparate von Winterfröschen im warmen Zimmer in langdauernden Tetanus verfallen, wenn man den Nerven durchschneidet.

Pflüger hat die von der Peripherie nach dem Centrum hin wachsende Erregbarkeit des motorischen Nerven auf andere Weise zu erklären gesucht, indem er annahm, dass die Erregbarkeit in Wirklichkeit an allen Punkten des Nerven dieselbe sei, dass aber die Erregung mit der Länge der durchlaufenen Strecke an Grösse wachse. Da nach seiner Theorie eine Auslösung von Spannkräften von Querschnitt zu Querschnitt stattfindet, so wäre ein solcher Vorgang im Nerven möglich; er verglich diesen Vorgang mit dem Anwachsen einer Lawine im Fallen, und nannte ihn das „lawinenartige Anschwellen der Erregung". Indessen ist eine solche Annahme nicht erforderlich. Auch spricht hiergegen der Umstand, dass bei Ableitung zweier symmetrischer Punkte des Nerven zum Multiplicator durch Reizung desselben an einem Ende keine Stromesschwankung im Sinne einer mit der Fortpflanzung wachsenden Reizwelle auftritt. In den sensibeln Nerven müsste nach solcher Annahme das periphere Ende scheinbar erregbarer sein als das centrale. Dies scheint, abgesehen von den peripheren Endorganen, nicht der Fall zu sein, vielleicht eher das Gegentheil, obgleich der Versuch wegen der verschiedenen Faserzahl, die an der Erregung theilnimmt, schwer rein auszuführen ist.

Es hat demnach nichts Widersprechendes, einen wirklichen Unterschied der Reizbarkeit des Nerven in seiner Länge anzunehmen. Dieser Unterschied hängt vielleicht von der Ernährung des Nerven ab und von dem Einfluss, welchen die Centren darauf ausüben.

Einfluss der Centra. Degeneration. — Die Ernährung des Nerven ist von seinem dauernden Zusammenhang mit gewissen Centralorganen des Nervensystems abhängig. Wird bei einem lebenden Thiere ein Nervenstamm an irgend einer Stelle durchschnitten, so bleibt der periphere motorische Nerv nur eine gewisse Zeit reizbar. Bei Säugethieren ist die Reizbarkeit nach 5—8 Tagen verschwunden, bei Fröschen erst nach Monaten. Zugleich tritt eine Strukturveränderung im peripheren Stumpf ein, welche man die Degeneration des Nerven nennt, und die sich auf alle Fasern, auch auf die sensibeln, erstreckt.

Die Degeneration beginnt mit einer Zerklüftung der Markscheide und des Axsencylinders in unregelmässige Stücke. Zwischen diesen sammeln sich Fetttröpfchen an. Schliesslich zerfällt der ganze Inhalt der Faser in eine aus Tröpfchen und Körnchen bestehende Masse, welche langsam durch Resorption verschwindet, so dass nach Verlauf von Wochen und Monaten nur die bindegewebigen Hüllen übrig bleiben. In dem centralen Nervenstumpfe findet keine Degeneration statt, nur an

der Schnittfläche tritt in allen Fasern bis zur nächsten Ranvier'schen Einschnürung ein Zerfall (traumatische Degeneration) ein (Engelmann); im Uebrigen bleibt der centrale Stumpf in seiner Struktur und physiologischen Funktion normal.

An die Degeneration des peripheren Stumpfes schliesst sich auch die der Endorgane und peripheren Organe an. Die Muskeln werden zuerst atrophisch, die Muskelfasern zerfallen in eine körnige, fettige Masse und schwinden schliesslich. Der degenerirende Muskel zeigt bei elektrischer Reizung die sog. Degenerationsreaktion (s. S. 376). Ebenso folgt auf die Degeneration secretorischer Nerven eine Atrophie und Degeneration der zugehörigen Drüsen.

Aus diesen Erscheinungen folgt, dass die physiologische Continuität eines Nerven zu seiner normalen Ernährung erforderlich ist und dass daher gewisse Theile der Nervencentra einen Einfluss auf die Ernährung ausüben. Man hat früher geglaubt, dass die Degeneration der motorischen Nerven im peripheren Stumpfe nur eine Folge der Inaktivität sei, in welche dieselbe nach der Trennung von ihren Centren gerathen. Allerdings giebt es eine sog. Inaktivitätsatrophie der Muskeln durch Nichtgebrauch und vielleicht auch der Nerven, aber dieselbe geht niemals in Degeneration über, so lange die Continuität der Nerven erhalten ist. Ferner spricht das Verhalten der sensibeln Nerven direct gegen diese Ansicht; denn in dem peripheren Stumpfe der sensibeln Nerven gehen ja die normalen Erregungen, von der Peripherie her kommend vor sich, während der centrale Stumpf inaktiv wird, und trotzdem degeneriren sie nur in ihrem peripheren Theile. In neuerer Zeit ist in den sensibeln Fasern des centralen Stumpfes auch eine Inaktivitätsatrophie bemerkt worden, welche sich in aufsteigender Richtung bis ins Rückenmark fortsetzen und in einem Schwund der Markscheiden mit Erhaltung des Axencylinders bestehen soll (F. Krause).

Bei der Untersuchung der Degeneration an den vorderen und hinteren Wurzeln der Rückenmarksnerven hat Waller festgestellt, dass die vordere Wurzel wie der Nervenstamm in dem peripheren Stumpfe degenerirt, die hintere Wurzel dagegen in dem centralen, während der periphere Stumpf derselben bis in seine Ausbreitungen normal bleibt. Die vordere Wurzel enthält die motorischen, die hintere Wurzel die sensibeln Fasern des Nervenstamms (s. Bell'sches Gesetz S. 477). Die letztere unterscheidet sich ferner von der ersteren durch die Einschaltung des Spinalganglions. Es geht daraus hervor, dass das Spinalganglion die Ernährung der sensibeln Nervenfasern beherrscht, denn nur diejenigen Fasern, welche mit demselben in Verbindung bleiben, bewahren ihre normale Struktur; die von ihm abgetrennten Stücke degeneriren sowohl nach der peripheren wie nach der centralen Richtung hin. Es setzt sich die Degeneration des centralen Stumpfes der hinteren Wurzel bis in das Rückenmark hinein fort, wovon später die Rede sein wird (s. d. Cap. A. 2. b). Eine in centrifugaler Richtung vorschreitende Degeneration nennt man auch eine absteigende, eine in centripetaler Richtung vorschreitende eine aufsteigende.

Man hat daher das Spinalganglion als ein trophisches Centrum für die sensibeln Nerven des Rückenmarks anzusehen, obgleich es im Uebrigen keine anderweitigen physiologischen

Funktionen zu besitzen scheint (s. S. 479). Das trophische Centrum für die motorischen Nerven befindet sich im Rückenmark und fällt mit dem motorischen Centrum derselben zusammen. Die trophische Funktion muss aber als eine besondere angesehen werden, da sie auch von anderen physiologischen Funktionen der Centra getrennt auftritt. Das verschiedene Verhalten der motorischen und sensibeln Fasern der Rückenmarksnerven ist nun darauf zurückzuführen, dass die sensibeln Fasern bei der Entwicklung aus dem Spinalganglion hervorwachsen, sowohl nach der Peripherie hin wie auch centralwärts in das Rückenmark hinein, dass dagegen die motorischen Fasern aus den motorischen Centren, den Ganglienzellen der Vorderhörner des Rückenmarks, nach der Peripherie hin wachsen (s. 13. Cap. A. 4. b). Aus dieser Thatsache kann man den allgemeinen Schluss ziehen: „Das trophische Centrum der Nerven ist dasjenige, aus welchem sie bei der embryonalen Entwicklung hervorgewachsen sind.“ Dieses Centrum bewahrt auch später im entwickelten Organismus einen Einfluss auf die Vorgänge der Ernährung, welche ja mit denen des Wachsthums auf das Innigste zusammenhängen. Auf welche Weise dieser Einfluss zu Stande kommt, ist freilich noch nicht aufgeklärt, doch muss man annehmen, dass die trophischen Einwirkungen gewisser centraler Elemente von den Erregungsimpulsen der Nervenfasern verschieden sind. Nach neueren Untersuchungen von His wachsen die sensibeln Gehirnnerven aus den Ganglien derselben hervor. Letztere sind daher, analog den Spinalganglien, als trophische Centra jener anzusehen.

Man hat die Degeneration der Nervenfasern nach der Durchschneidung vielfach benutzt, um den Faserverlauf zu verfolgen. Um daraus aber auch auf die Lage ihrer Centra und die Richtung der Leitung während des Lebens zu schliessen, muss man die trophischen Einflüsse der Centra in Betracht ziehen.

Regeneration der Nerven. — Ein durchschnittener oder verletzter Nerv kann unter günstigen Bedingungen sich in seiner ganzen Continuität wieder herstellen und seine normalen Funktionen wieder gewinnen. Dies ist eine von den Chirurgen schon lange gemachte Erfahrung. Am leichtesten und schnellsten tritt die Regeneration ein, wenn die beiden Stümpfe einander möglichst nahe liegen, am besten wenn sie durch eine Naht mit einander vereinigt werden. Dieser Process nimmt meist Wochen bis mehrere Monate zur Herstellung der Funktion in Anspruch. Bei Kaltblütern geht er viel langsamer vor sich als bei Warmblütern. Er ist in chirurgischen Fällen vielfach beim Menschen und experimentell bei Thieren beobachtet worden.

Die älteren Untersucher glaubten, dass bei der Regeneration eine unmittelbare Wiedervereinigung der Fasern des centralen und peripheren Stumpfes stattfinde. Die Einen liessen die Fasern des centralen, die Andern die des peripheren Stumpfes durch Wachsthum sich verlängern, Andere nahmen an, dass die Regeneration von beiden Seiten her stattfinde. Nachdem man aber den Process der Degeneration des peripheren Stumpfes kennen gelernt hatte, kam man zu der Ueberzeugung, dass die Regeneration hauptsächlich von dem centralen Stumpfe ausgehe, und dass der periphere Stumpf schon längst bis in seine Enden völlig degenerirt sein müsse, bevor die Funktion hergestellt sei. Dass die Regeneration von dem centralen Stumpfe allein ausgehen kann, wird

sicher dadurch bewiesen, dass sich in manchen Fällen die Funktion wieder hergestellt hat, selbst wenn zwischen Trennung und Wiedervereinigung durch die Naht Jahre vergangen waren. In solchen Fällen konnte der periphere Stumpf nur noch aus bindegewebigen Resten bestehen. Trotzdem behaupten auch in neuerer Zeit noch einige Autoren, dass eine schnelle Regeneration in wenigen Tagen durch unmittelbare Verheilung der Schnittenden (prima intentione) unter günstigen Verhältnissen vorkomme; doch erscheinen diese Beobachtungen aus manchen Gründen nicht überzeugend.

Es ist daher anzunehmen, dass die Regeneration durch einen vom centralen Stumpfe ausgehenden Wachsthumsprocess eingeleitet wird. Die hierbei stattfindenden Vorgänge sind vielfach histologisch untersucht worden, doch stimmen die Ergebnisse der Untersuchung nicht überein. Nach Ranvier wachsen die Axencylinder der centralen Fasern in das Gewebe des degenerirten Nerven hinein und sollen sich in die leeren Schwann'schen Scheiden des peripheren Stumpfes einsenken. Nach allen Autoren bilden sich bei der Regeneration zuerst marklose Fasern, aus Axencylinder und Schwann'scher Scheide bestehend, welche sich dann mit der Markscheide versehen. Der degenerirte Nerv scheint einerseits gleichsam als Leitseil zu dienen, welches die auswachsenden neuen Fasern des centralen Stumpfes zu den peripheren Organen hinführt und andererseits das in ihm noch enthaltene Material zur Bildung neuer Fasern herzugeben.

Man hat sich die Frage vorgelegt, wie es komme, dass bei der Regeneration eines gemischten Nervenstammes die motorischen und sensibeln Fasern wieder in der normalen Ordnung verheilen. Schwann hat untersucht, ob bei der Regeneration des durchschnittenen N. ischiad. bei Fröschen eine Verwachsung sensibler Fasern des centralen Stumpfes mit motorischen des peripheren Stumpfes stattfinde. Er reizte nach der Verheilung des Nerven und Wiederherstellung der Funktionen die vorderen und hinteren Rückenmarkswurzeln des Plex. ischiad., fand aber, dass nur von den vorderen Wurzeln aus wie unter normalen Verhältnissen Zuckungen hervorgerufen werden konnten. Hätte eine Verwachsung sensibler mit motorischen Fasern stattgehabt, so hätten die Zuckungen auch auf Reizung der hinteren Wurzeln erfolgen müssen. Geht man nun von der Ansicht aus, dass die Fasern beider Stümpfe direct mit einander verwachsen, so könnte man annehmen, dass bei normaler Lagerung beider Stümpfe die entsprechenden Fasern gleicher Funktion sich desshalb mit einander verbinden, weil sie sich am nächsten gegenüberliegen. Wenn man aber von der neueren Ansicht ausgeht, dass die Fasern des centralen Stumpfes in die Bahn des degenerirten peripheren Stumpfes hineinwachsen, so muss man sich vorstellen, dass die wachsenden Fasern vermöge ihrer gegebenen Lagerung auch wieder in die alten Wege gelangen und so zu ihrem zugehörigen Endorgane geleitet werden. In beiden Fällen bleibt der Vorgang noch in vieler Beziehung räthselhaft. Versuche über experimentelle Vereinigung der Nervenstümpfe gleicher oder ungleicher Funktion werden im nächsten Paragraphen berichtet werden.

4. Die verschiedenartige Funktion der Nerven.

Die funktionell verschiedenen Nerven leiten den Erregungsprocess während des Lebens zwar nur in einer Richtung, wonach man sie in die centrifugal und centripetal leitenden Nerven eingetheilt hat. Die Untersuchung ihrer Eigenschaften und ihrer Struktur hat indess principielle Unterschiede bisher nicht ergeben. Die verschiedenen physiologischen Reactionen auf Reize lassen sich daher sehr wohl auf die Unterschiede der mit ihnen verbundenen Endorgane und centralen Organe zurückführen.

Doppelsinniges Leitungsvermögen. — Man hat nun untersucht, ob das physiologische Leitungsvermögen der Nerven nur ein einsinniges oder ein doppelsinniges sei. Für ein letzteres sprechen die bereits oben (s. S. 432) angeführten elektrischen Vorgänge. Sowohl die negative Schwankung des Nervenstroms als auch der Elektrotonus pflanzen sich in allen Fasergattungen gleichförmig nach beiden Seiten hin fort. Wenn aber die negative Schwankung das Zeichen der Erregungswelle ist, so würde daraus folgen, dass auch der physiologische Reiz sich in allen Nerven nach beiden Richtungen fortpflanzen kann.

Zur Entscheidung der vorliegenden Frage hat man den Versuch gemacht, motorische und sensible Nerven mit einander zu verheilen, um zu sehen, ob die Erregung von einem Nerven auf den andern übergehen könne. Zuerst hat Bidder, wenn auch ohne Erfolg, eine kreuzweise Vereinigung des N. hypoglossus und N. lingualis bei Säugethieren zu erzielen versucht. Er durchschnitt die beiden Nervenstämme in der Mitte ihres Verlaufes und vereinigte durch Naht den centralen Stumpf des N. lingualis mit dem peripheren des N. hypoglossus und den centralen des N. hypoglossus mit dem peripheren Stumpf des N. lingualis. Doch traten entweder keine Verheilungen der Nervenstümpfe auf, oder wenn dies der Fall war, hatten sich die Nerven unter Herstellung ihrer Funktionen wieder in der normalen Weise mit einander vereinigt. Besser gelangen die später an denselben Nerven angestellten Versuche von Philipeaux und Vulpian. Dieselben excidirten den peripheren Stumpf des N. lingualis und den centralen des N. hypoglossus soweit als möglich, um ihren störenden Einfluss bei der Verheilung zu beseitigen. und vereinigten durch die Naht den centralen Stumpf des N. lingualis mit dem peripheren des N. hypoglossus. In der That beobachteten sie an Hunden, dass nach Verlauf von mehreren Wochen eine Verwachsung dieser Nerven eingetreten war, und dass eine Reizung des centralen Lingualis Zuckungen in den Zungenmuskeln hervorrief. Man schloss daraus, dass sensible und motorische Fasern sich mit einander direct vereinigt hätten, dass der Erregungsprocess demnach in den sensibeln Fasern centrifugal geleitet werde und sich den motorischen Fasern der Zungenmuskeln direct mittheile. Im Uebrigen bleibt bei diesen Thieren die Zunge an der operirten Seite gelähmt, da der Lingualis im Centrum keine Erregungen empfängt, und ebenso ist sie an dieser Seite unempfindlich. Man erblickte in diesem Versuch nicht nur einen Beweis für das doppelsinnige Leitungs-

vermögen der sensibeln Nerven, sondern auch dafür, dass der Erregungsprocess in sensibeln und motorischen Nerven ein gleichartiger sei. Philipeaux und Vulpian sahen sogar, dass Reizungen des peripheren Hypoglossus-Endes an dem künstlich verheilten Nerven Schmerzempfindungen verursachten. Indessen konnte man daraus auf eine centripetale Fortleitung in den motorischen Fasern nicht schliessen, weil der N. hypogl. auf seinem Wege auch einige sensible Anastomosen aus dem N. trigeminus empfängt.

Späterhin hat aber Vulpian selbst die Beweiskraft seiner Versuche angezweifelt. Er hat dagegen den Einwand erhoben, dass im Stamme des N. lingualis nach der Vereinigung mit der Chorda tympani sich centrifugal leitende Nervenfasern befinden; denn diese enthält sowohl secretorische Fasern für die Unterkieferdrüse als auch vasomotorische Fasern für diese und die Zunge (s. S. 110, 173). Es lag also die Möglichkeit vor, dass nur Fasern der Chorda sich mit denen des Hypoglossus verbunden hatten und nicht die sensibeln des Lingualis. Um dies zu entscheiden, durchtrennte er zuvor bei den Thieren die Chorda und wartete ihre völlige Degeneration ab. An diesen Thieren erhielt er nach der Vereinigung des centralen Lingualis- mit dem peripheren Hypoglossus-Stumpfe nur negative Resultate, d. h. bei Reizung des centralen Lingualis-Endes keine Zuckungen in den Zungenmuskeln. Trotzdem haben die oben angeführten Versuche ein grosses physiologisches Interesse; denn die Ursache des Misslingens im zweiten Falle ist nach unseren jetzigen Kenntnissen vom Vorgange der Regeneration nicht recht einzusehen. So lange man glaubte, dass bei der Regeneration der periphere Stumpf ohne Degeneration prima intentione mit dem centralen verwachsen könne, konnte man sagen, dass wegen der specifischen Verschiedenheit sensibler und motorischer Fasern eine Verheilung derselben nicht möglich sei. Da wir nun aber wissen, dass bei diesem Vorgange die Fasern des centralen Stumpfes in die Bahn des degenerirten peripheren Stumpfes hineinwachsen, so sollte man meinen, dass es auch in diesem Falle nach der Degeneration der Chordafasern geschehen könne. Man müsste sonst noch die Annahme machen, dass degenerirte Fasern des peripheren Stumpfes sich nur aus gleichartigen Fasern des centralen Stumpfes regeneriren können. Für eine solche specifische Verschiedenheit der centrifugal und centripetal leitenden Fasern in Beziehung auf ihren chemischen und organischen Bau sprechen aber keine anderweitigen Thatsachen. Es wäre daher von grossem Interesse, die Vulpian'schen Versuche zu wiederholen und dabei die histologischen Vorgänge nach der Nervenvereinigung ohne und mit vorhergegangener Chordadegeneration zu untersuchen.

Eine eigenthümliche, scheinbar räthselhafte Erscheinung ist im Verlauf dieser Versuche von Vulpian beobachtet worden. Er sah, dass einige Zeit (etwa eine Woche) nach der Durchschneidung des N. hypoglossus die Reizung des N. lingualis Bewegungen in der Zungenmuskulatur hervorrief, während dies bei unverletztem N. hypoglossus und auch kurz nach seiner Durchschneidung niemals der Fall ist. Die Nervenfasern, welche diese Bewegungen beherrschen, gehören ebenfalls der Chorda tympani an, nicht den sensibeln Fasern des Lingualis. Diese Bewegungen sind weiter von Heidenhain und einigen seiner Schüler genauer untersucht worden und wurden von ihm pseudomotorische Contraktionen

genannt. Sie verlaufen langsam und wellenförmig in der Zungenmuskulatur, ähnlich den Bewegungen glatter Muskeln. Ist die Degeneration des N. hypoglossus bis in seine Endigungen vollendet, so verschwinden sie wieder. Es ist nicht daran zu denken, dass eine Verwachsung der Chordafasern des Lingualis mit Muskelfasern der Zunge stattgefunden habe, wie Einige meinten. Heidenhain erklärt die pseudomotorischen Contraktionen vielmehr aus einer Absonderung von Flüssigkeiten, welche bei der Reizung gefässerweiternder oder secretorischer Fasern der Chorda vor sich gehe und wodurch die degenerirenden Enden des N. hypoglossus gereizt würden. Diese Erklärung ist keine ganz befriedigende; denn man fragt sich, warum die Enden des nicht degenerirenden Hypoglossus bei der Chordareizung nicht auch in Erregung versetzt werden. Indessen könnte man allenfalls annehmen, dass die Reizbarkeit der degenerirenden Enden eines motorischen Nerven eine grössere sei als die der normalen Nervenenden. Es ist weder dies noch eine in das Gewebe stattfindende Absonderung bei der Chordareizung nachgewiesen. Es sind auch an anderen Nervengebieten pseudomotorische Contraktionen beobachtet worden. Einige Zeit nach der Durchschneidung des N. facialis hat man pseudomotorische Bewegungen der Gesichtsmuskeln durch Reizung des N. sympathicus im oberen Brusttheile desselben hervorrufen können. Die wirksamen Fasern des Sympathicus sind in diesem Falle wahrscheinlich auch gefässerweiternde oder Absonderungsfasern; sie verlaufen durch die Ansa Vieussenii (Rogowicz). Diese Vorgänge bedürfen noch der weiteren Untersuchung.

An motorischen Nerven hat Kühne das doppelsinnige Leitungsvermögen in folgender Weise zu zeigen versucht. In den intramuskulären Nervenästchen kommen vielfach Theilungen von Nervenfasern vor. Wenn man nun eine Theilfaser reizen würde und die Erregung sich centripetal fortpflanzte, so müssten auch die von der andern Theilfaser versorgten Muskelfasern zucken, indem die Erregung an der Vereinigungsstelle auf sie überginge. Um dies auszuführen, spaltete Kühne den M. sartorius des Frosches an seinem oberen Ende etwa zur Hälfte der Länge nach in zwei Zipfel und beobachtete beim Durchschneiden des einen Zipfels nicht nur ein Zucken dieses, sondern auch des andern Zipfels. Diesen Erfolg erklärte er aus Theilungen von Nervenfasern, welche in beide Zipfel Theilfasern hineinsenden. Die Zuckungen werden nicht durch die Muskelfasern in dem ungetheilten Muskelstück von einer Seite zur andern übertragen, weder durch Leitung noch durch negative Schwankung, denn nach der Curarevergiftung bleibt der Erfolg des Versuches aus. In neuerer Zeit hat Kühne dieses interessante Verhalten der intramuskulären Nerven an dem M. gracilis des Frosches noch deutlicher dargethan. Der Nerv theilt sich nach seinem Eintritt in zwei Aestchen *a* und *b* (s. Fig. 131). Umschneidet man nun das Aestchen *a* mit der Scheere, so wie es die Figur angiebt, so ist dieses in einem schmalen Muskellappen isolirt und ohne Verbindung mit den übrigen Stücken des Muskels. Jeder Schnitt, welcher diesen Lappen mit seinen Nerven trifft, erzeugt aber eine Zuckung des ganzen Muskels. Ist die Theilungsstelle des Nerven durchschnitten, so hören diese Zuckungen auf. Es finden also an der Theilungsstelle auch Theilungen von Fasern statt, welche ihre Theilfasern nach *a* und *b*

senden, und es muss demnach in den Fasern des Aestchens *a* eine centripetale Leitung stattfinden können.

Es ist ferner von Babuchin an den Nerven des elektrischen Organes vom Zitterwels (Malapterurus electricus) eine doppelsinnige Leitung beobachtet worden. Dieser Nerv besteht nämlich aus einer einzigen grossen Nervenfaser, welche aus einer sehr grossen Ganglienzelle im verlängerten Mark entspringt und sich in dem elektrischen Organe in eine grosse Zahl von Aesten auflöst. Wenn man an dem eben getödteten Thiere einen Theil des Organs oder einen Ast seines Nerven reizt, so wird dadurch das ganze Organ in Erregung versetzt, weil die centripetal geleitete Erregung in der Nervenstammfaser auf alle Aeste derselben übertragen wird.



Fig. 131. Kühne's Versuch am M. gracilis d. Frosches.

Für die sensibeln Nerven hat Paul Bert die Möglichkeit einer centrifugalen Leitung in folgender Weise zu ermitteln gesucht. Er legte an der Schwanzspitze von Ratten einen Querschnitt an und pflanzte ihn in eine Schnittwunde der Rückenhaut ein. Er gab nun an, dass wenn nach der stattgefundenen Verheilung der Schwanz in der Mitte durchschnitten wurde, auch das am Rücken festgewachsene Stück desselben empfindlich blieb; er nahm an, dass die sensibeln Nerven desselben mit denen der Rückenhaut sich verbunden hätten und die Erregung nun rückläufig leiteten. Indessen ist der Versuch anderen Beobachtern nicht gelungen, und selbst wenn er gelingen sollte, würde anzunehmen sein, dass neue Fasern aus der Rückenhaut in das eingeheilte Schwanzende hineingewachsen seien.

Identität der Nervenerregung. — Aus den Resultaten der Nervenphysiologie gelangt man zu der Anschauung, dass der Process der Nervenerregung in allen Nerven verschiedener Funktion ein gleichartiger ist. Die Lehre von der Identität der Nervenerregung sagt uns, dass der Process der Erregung in allen Fasergattungen derselbe sei und dass er sich demnach auch nach beiden Richtungen hin fortpflanzen könne. Dass die Fasern aber während des Lebens unter normalen Bedingungen die Erregung nur in einer Richtung befördern, hat lediglich darin seinen Grund, dass sie entweder im Centrum oder in der Peripherie ihre physiologischen Reize empfangen. Die motorischen und secretorischen Nerven werden nur im Centrum, die sensibeln und sensorischen Nerven nur in den peripheren Organen physiologisch gereizt. Ebensowenig unterscheiden sich ihrer Natur nach die Fasern der centrifugal oder centripetal leitenden Nerven unter einander. Die Vorgänge in den motorischen, secretorischen Fasern, in denen des Sehnerven, des Gehörnerven und denen anderer Sinnesnerven sind von einander in ihrem Wesen nicht verschieden. Es erklärt sich der verschiedenartige Effect der Reizung dieser Nerven vielmehr aus ihrem Zusammenhang mit verschiedenartigen Endorganen in der Peripherie des Körpers oder Ursprungsorganen im Centrum. In allen diesen Organen findet durch die zugeleitete Erregung eine Auslösung besonderer Vorgänge statt, während die auslösende Kraft in allen Fällen dieselbe ist. Man kann dieses Verhältniss der Nerven zu ihren peripheren und centralen Organen am besten mit dem einer elektrischen Leitung zu verschiedenen Apparaten vergleichen, in welchen der

Strom den Gang eines Uhrwerks oder einer Maschine irgend welcher Art auszulösen vermag. Die Nervenerregung spielt die Rolle einer auslösenden Kraft, welche im Muskel Contraktion, in der Drüse Secretion, in den Centren Sinnesempfindungen oder Schmerzempfindungen auszulösen vermag. Nach der Identitätslehre besteht demnach zwischen den Nerven verschiedener Funktion keine specifische Verschiedenheit. Der Sehnerv erzeugt bei seiner Erregung Lichtempfindung, und zwar nicht desshalb, weil seine Erregung eine solche besonderer Art ist, sondern weil er seine Erregung dem Sehnervencentrum mittheilt; der Gehörsnerv erregt desshalb Gehörsempfindung, weil er die Erregung dem Gehörscentrum zuleitet. Würde es möglich sein, ein Stück des Nerv. acusticus in den Verlauf des Nerv. opticus einzuheilen und umgekehrt, so würden auch durch diese Nerven Licht- und Gehörsempfindungen in den zugehörigen Centren ausgelöst werden.

S p e c i f i s c h e E n e r g i e d e r N e r v e n. — Die Identitätslehre begründet den zuerst von J o h. M ü l l e r hingestellten und später erweiterten Satz von der s p e c i f i s c h e n E n e r g i e d e r N e r v e n.

J o h. M ü l l e r nannte die „specifische Energie der Sinnesnerven" die Eigenschaft derselben, durch jeden beliebigen Reiz erregt, immer dieselbe specifische Empfindung hervorzurufen. Ob wir den Nerv. opticus durch Licht von der Retina aus, oder ob wir ihn mechanisch, elektrisch oder chemisch reizen, der Erfolg ist immer die specifische Lichtempfindung, niemals eine Empfindung von anderer Qualität. Wir wissen, dass die Fasern des Nerv. opticus an sich durch das Licht nicht erregt werden können, sondern dass nur die Retina für Licht empfindlich ist, und dass diese ihre Erregung dem Nerv. opticus zuleitet (s. 12. Cap. B. 2. a). Die Fasern des Nerv. opticus können aber durch jeden künstlichen Reiz in Erregung versetzt werden und leiten dieselbe centripetalwärts weiter. Die Vorgänge der Erregung sind in allen diesen Fällen der Reizung im Nerven dieselben, keine verschiedenartigen, und der Erfolg ist desshalb ein gleichartiger, weil die Nervenerregung im Sehnervencentrum nur Lichtempfindung auszulösen vermag. Die specifische Energie des Nerv. opticus hat daher nicht in einer specifischen Beschaffenheit seiner Fasern ihren Grund, sondern in einer specifischen Beschaffenheit des Sehnervencentrums im Gehirne. Dessgleichen besteht die specifische Energie des Nerv. acusticus darin, dass er auf jeden Reiz durch Erregung von Gehörsempfindung reagirt, gleichgültig ob er vom Gehörorgan aus oder ob er künstlich, elektrisch oder mechanisch, gereizt werde (s. 12. Cap. C.). Auch Geschmacks-, Geruchs- und Tastempfindungen können durch elektrische Reizung der entsprechenden Sinnesnerven hervorgerufen werden (s. 12. Cap. D. u. E.). Die specifische Energie aller dieser Sinnesnerven verschiedener Funktion beruht demnach nur auf dem Unterschiede der Nervencentren, welche ihnen zugehören. Diese Auffassung ist, wie sich zeigen wird, von Bedeutung für die Theorie der centralen Funktionen des Nervensystems.

Wenn man die Identität der Nervenerregung zu Grunde legt, so lässt sich der Satz von der specifischen Energie auf alle Nerven übertragen. Die specifische Energie der motorischen und secretorischen Nerven besteht darin, dass sie durch jeden Reiz erregt nur Contraktion und Secretion hervorrufen. Auch in den Hemmungsnerven ist der Erregungsvorgang der gleiche, und sie erzeugen nur desshalb Hemmung

einer Thätigkeit, weil sie mit specifischen Hemmungsapparaten in Verbindung stehen. Die Beschaffenheit der peripheren oder centralen Apparate, mit denen die Nerven zusammenhängen, bestimmt einzig und allein den Erfolg ihrer Erregungen und ist die Ursache ihrer eigenthümlichen specifischen Energien.

Es ist schliesslich mit der Lehre von der Identität der Nervenerregung die Existenz von gewissen Verschiedenheiten unter den Nerven des Körpers wohl vereinbar. Den Unterschieden in der Struktur der Fasern, in den motorischen und sensibeln Nervenstämmen des Gehirns und Rückenmarks, im Gebiete der Sinnesnerven, des Nerv. sympathicus und den Nervencentren mögen auch gewisse physiologische Verschiedenheiten entsprechen, über die bisher wenig bekannt ist. Das schliesst aber nicht aus, dass das Wesen der Nervenprocesse in allen Fasern das gleiche sei.

Elftes Capitel.

Physiologie der Centralorgane des Nervensystems und ihrer Nerven.

Allgemeines. — Die Centralorgane des Nervensystems bestehen bei den Wirbelthieren aus dem Gehirn und Rückenmark. Bei den Acraniern (Amphioxus lanceolatus) ist das Gehirn noch nicht entwickelt. Bei den Wirbellosen ist das Nervensystem aus einer Reihe von Ganglien zusammengesetzt, aus denen die Nerven entspringen.

Struktur der Centralorgane. — Das Gehirn und Rückenmark ist aus weisser und grauer Substanz zusammengesetzt. Die weisse Substanz enthält Nervenfasern, welche aus Axencylinder und einem leicht zerfliesslichen Nervenmark bestehen und sich von denen der peripheren Nervenstämme dadurch unterscheiden, dass sie kein Neurolemm (Schwann'sche Scheide) und keine Ranvier'schen Schnürringe besitzen. Sie werden durch ein homogenes Bindegewebe zusammengehalten.

In der grauen Substanz finden sich erstens diejenigen Elemente vor, welche den Centralorganen eigenthümlich sind, die Ganglienzellen. Dieselben dienen den Nervenfasern zum Ursprung. Die Ganglienzellen besitzen verschiedene Form und Grösse. In der grauen Substanz des Rückenmarks und Gehirns zeigen dieselben eine grössere oder geringere Zahl von Fortsätzen und Ausläufern, von denen einer oder einige in Nervenfasern übergehen. Man hat hiernach unipolare, bipolare und multipolare Ganglienzellen unterschieden. Die Zelle besteht aus einem dunkeln, feinkörnigen Protoplasma, in dessen Innerem sich ein grosser, rundlicher Kern mit grossem, dunklem Kernkörperchen befindet (Fig. 132). Die Grösse der Ganglienzellen schwankt zwischen 0,004—0,10 mm im Durchmesser, im Mittel 0,01 mm; die grössten Zellen kommen im Centrum des Lobus electricus beim Malapterurus vor.

Die graue Substanz enthält zweitens Nervenfasern, welche zum grossen Theil ausserordentlich fein sind und aus blossen Axencylindern ohne Markscheide bestehen. Diese nervösen Elemente der grauen Substanz sind in einer bindegewebigen Grundlage eingebettet, welche aus besonderen Zellen und von diesen ausgehenden

Bindegewebsfasern zusammengesetzt ist. Diese bindegewebige, weiche, gallertartige Masse ist Neuroglia genannt worden, die zu ihr gehörigen Zellen sind die Gliazellen. Die bindegewebigen Häute senden Septa und Fortsätze in die Centralorgane hinein; ebenso gehen von dem Endothel der Hirnhöhlen und des Centralcanals bindegewebige Fortsetzungen in die graue Substanz hinein.

Allgemeine Funktion derselben. — Die allgemeine Funktion der Nervencentra besteht erstens darin, den aus ihnen entspringenden Nerven Erregungen mitzutheilen, oder von diesen Nerven Erregungen aufzunehmen. Die centrifugal leitenden Nerven, die motorischen und secretorischen, empfangen von ihren Centren Erregungen, welche sie den peripheren Organen zuleiten, während die centripetal leitenden Nerven, die sensibeln und sensorischen Nerven, ihre Erregungen den ihnen zugehörigen Centren zuführen. Man unterscheidet daher motorische, secretorische, sensible, sensorische Centra, und nimmt auch noch Centra besonderer Funktion, wie Hemmungscentra u. s. w., an.

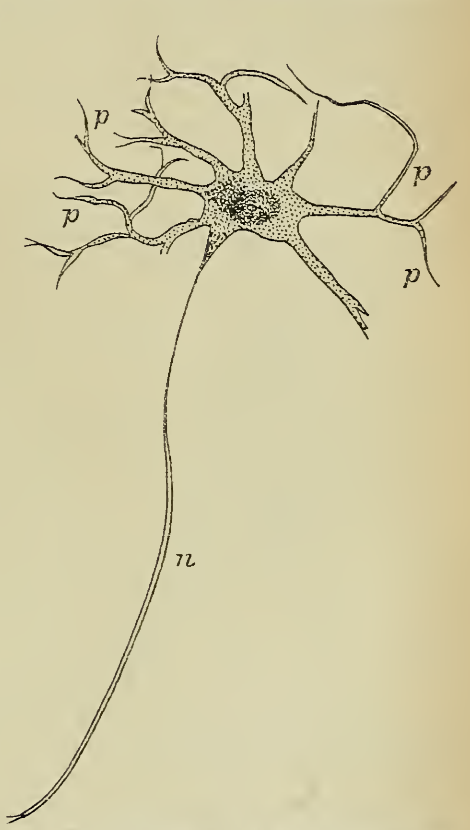


Fig. 132. Ganglienzelle aus dem Vorderhorn des Rückenmarks (nach Gerlach): *n* Nervenfortsatz (Axencylinderfortsatz), *p* Protoplasmafortsätze.

Die Centralorgane haben zweitens die allgemeine Funktion, Erregungen, welche ihnen auf centripetaler Bahn zugeführt werden, auf eine centrifugale Bahn zu übertragen. Diesen Vorgang nennt man einen „Reflex“. Eine Reflexbewegung ist daher eine solche, welche durch Reizung eines sensiblen Nerven ausgelöst wird und welche dadurch zu Stande kommt, dass die Erregung durch Vermittlung eines Centrums von dem sensibeln Nerven auf einen motorischen Nerven übertragen wird. In demselben Sinne existirt eine Reflexabsonderung, eine Reflexhemmung u. s. w. Zur Erklärung dieser Uebertragung von Erregungen im Centrum muss man voraussetzen, dass eine leitende Verbindung zwischen den Centren der centripetal und centrifugal leitenden Nerven existirt. Die ganze Leitungsbahn, welche die Erregung durchläuft, nennt man den Reflexbogen.

Motorische Centra können 1. reflectorisch, 2. automatisch, 3. willkürlich in Thätigkeit versetzt werden. Man unterscheidet daher reflectorische, automatische und willkürliche Bewegungen.

Die automatischen Bewegungen können ohne äussere Reize und ohne den Einfluss des Willens zu Stande kommen; zu ihnen gehören die Athembewegung, die Herzbewegung, die Gefässcontraktion und andere Bewegungen. Die ihnen zugehörigen Centra nennt man die automatischen Centra. Man nimmt an, dass die automatischen Centra durch innere Reize in Thätigkeit versetzt werden, und unterscheidet an ihnen eine rhythmische Innervation, wie bei dem Athemcentrum, und eine tonische Innervation, wie bei den Gefässcentren.

Die willkürlichen Bewegungen werden durch die Thätigkeit gewisser Centra des Grosshirns eingeleitet. Dieselben bestehen aus geordneten, auf einen bestimmten Zweck hin gerichteten Zusammenziehungen einzelner oder mehrerer Muskeln und Muskelgruppen, deren Stärke und Zeitfolge zweckentsprechend abgemessen sind. Solche Bewegungen bezeichnet man als coordinirte Bewegungen, zu denen auch die Lokomotionen gehören.

Die Reflexbewegungen kann man eintheilen in ungeordnete Reflexe, welche aus einzelnen Zuckungen oder Krämpfen bestehen, und in geordnete Reflexe, welche aus coordinirten Bewegungen zusammengesetzt sind und, wie die willkürlichen Bewegungen, den Charakter der Zweckmässigkeit an sich tragen. Es lässt sich daher eine scharfe Grenze zwischen willkürlichen und reflectorischen Bewegungen nicht immer feststellen. Die Unterscheidung zwischen beiden Arten von Bewegungen wird um so schwieriger, je niedriger die Thiere auf der Stufe der Entwicklung stehen. Im Allgemeinen nennt man Reflexbewegungen nur solche Bewegungen, welche durch eine unmittelbar vorangegangene sensible Reizung hervorgerufen werden, wenn dieselben unter gleichen äusseren und inneren Bedingungen mit maschinenmässiger Regelmässigkeit erfolgen. Bei den willkürlichen Bewegungen hingegen ist ein sie veranlassender Reiz nicht immer nachweisbar, oder derselbe braucht nicht unmittelbar vorangegangen zu sein, und wenn er vorhanden war, so kann die Art der Bewegung auf das Mannigfachste variiren. Wie man sieht, sind diese Unterschiede nur relativer, vielleicht nur gradueller Natur (s. d. Cap. B. 1.).

Gewisse Centra des Nervensystems sind ferner die Organe psychischer Thätigkeit. Dieselbe besteht in den Vorgängen der Empfindung und des Bewusstseins. Eine Empfindung kommt zu Stande, wenn eine Erregung auf centripetaler Bahn einem Centrum zugeleitet wird. Dieser Vorgang ist rein subjectiver Natur, den wir an sich nur durch Erfahrung an uns selbst kennen. Wir schliessen aber auf das Vorhandensein desselben an anderen Organismen aus den dadurch ausgelösten Reflex- oder Reaktionsbewegungen. Das Bewusstsein ist als eine Funktion höherer Ordnung gewisser Centra zu betrachten, und wir können auf das Bestehen dieser Funktion nur dann schliessen, wenn willkürliche Bewegungen ausgeführt werden. Das Wollen oder der Wille ist daher als ein Resultat der gesammten Bewusstseinsvorgänge anzusehen.

In den einzelnen Abschnitten der Physiologie der Centra wird zu erörtern sein, ob ihnen die Funktion der Empfindung und des Bewusstseins zuzuschreiben ist und in welche Gewebselemente wir diese Vorgänge zu verlegen haben.

A. Funktion des Rückenmarks und seiner Nerven.

Das Rückenmark ist aus grauer und weisser Substanz zusammengesetzt. Die graue Substanz liegt im Innern, umgiebt den Centralcanal und sendet auf jeder Seite ein Vorder- und Hinterhorn in die umgebende weisse Substanz hinein, so dass die graue Substanz auf einem Querschnitt eine **H**-förmige oder schmetterlingsartige Gestalt zeigt. Die weisse Substanz wird hierdurch und durch die entspringenden Nerven in die Vorder-, Seiten- und Hinterstränge eingetheilt (Fig. 133).

1. Die Rückenmarksnerven.

Die Rückenmarksnerven entspringen mit einer vorderen und hinteren Wurzel. Die vordere Wurzel tritt aus dem Vorderhorn, die hintere Wurzel aus dem Hinterhorn heraus, und sie vereinigen sich zu dem gemeinsamen Stamm eines Nerven; die hintere Wurzel trägt vor der Vereinigungsstelle das Spinalganglion.

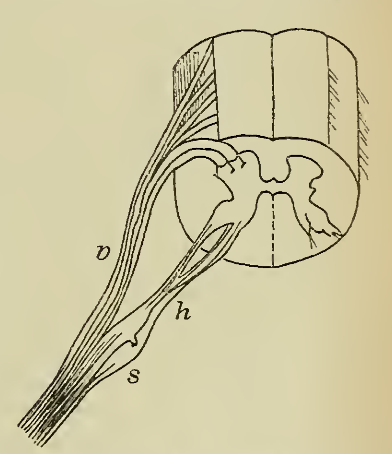


Fig. 133. Das Rückenmark: *v* vordere Wurzel, *h* hintere Wurzel, *s* Spinalganglion (nach Edinger).

Bell'scher Lehrsatz. — Charles Bell hat im Jahre 1811 die Entdeckung gemacht, dass die vordere Wurzel die motorischen, die hintere Wurzel die sensibeln Fasern der Rückenmarksnerven enthält. Wenn man am eben getödteten Thiere die vorderen Wurzeln reizt, so treten Zuckungen in den zugehörigen Muskeln des Nerven auf; reizt man dagegen die hinteren Wurzeln an ihrem peripheren Stumpfe, so bleiben die Muskeln in Ruhe. Wenn man ferner am lebenden Thiere die hinteren Wurzeln an ihrem centralen Stumpfe reizt, so entsteht heftige Schmerzempfindung; hingegen hat Reizung des centralen Stumpfes der vorderen Wurzel gar keinen Erfolg. Von Magendie und Joh. Müller sind an lebenden Thieren Durchschneidungen der vorderen und hinteren Wurzeln für die Extremitäten vorgenommen worden. Nach der Durchschneidung der vorderen Wurzeln sind die Bewegungen der Extremität vollständig gelähmt; aber jede Reizung der Extremität irgend welcher Art wird von dem Thiere empfunden. Es ist sowohl die Schmerzempfindung als auch die Tastempfindung in der gelähmten Extremität vollständig erhalten, was sich durch Reflexe und Reaktionen an anderen Körpertheilen, durch Schreien u. s. w. kund giebt.

Hat man die hinteren Wurzeln für die Nerven einer Extremität durchschnitten, so sind die Empfindungen jeder Art in derselben vollständig aufgehoben; wohl aber kann das Thier mit dieser

Extremität alle Bewegungen ausführen. Man hat indess beobachtet, dass Thiere mit durchtrennten hinteren Wurzeln die coordinirten Bewegungen nicht mit der normalen Geschicklichkeit ausführen. Sie setzen z. B. beim Laufen oder Springen den Fuss oft mit dem Rücken statt mit der Sohle auf, oder gleiten mit demselben aus, lassen auch die Extremität häufig in ungewöhnlichen Stellungen liegen. Dieser Umstand erklärt sich einfach daraus, dass sie nicht mehr im Stande sind, die Bewegungen der Extremität durch das Gefühl zu reguliren, da sie durch dasselbe über Lage und Bewegung der Extremität keine Nachricht mehr erhalten. Sie sind desshalb auch nicht mehr fähig, die Stärke der Bewegungen je nach Umständen gehörig abzumessen. Das Verhalten der Thiere nach dieser Operation ist daher sehr ähnlich dem Verhalten des Menschen bei gewissen Rückenmarksaffectionen, z. B. bei Tabes, wenn die Empfindungen aufgehoben sind, ohne dass die Muskeln gelähmt sind.

Rückläufige Empfindlichkeit. — Von Magendie und später von Bernard ist an der vorderen Wurzel der Rückenmarksnerven bei Säugethieren die sog. „rückläufige Empfindlichkeit" (sensibilité récurrente) beobachtet worden. Sie sahen bei der Reizung des peripheren Stumpfes der vorderen Wurzel eine Reaktion der Thiere eintreten, welche auf das Vorhandensein einer Empfindung zu deuten ist. Diese Erscheinung besteht aber nur so lange, als die hintere Wurzel unverletzt ist; sie soll dadurch zu Stande kommen, dass sensible Fasern aus der hinteren Wurzel nach der Vereinigung umbiegen und in die vordere centralwärts eintreten. Der centrale Stumpf der vorderen Wurzel ist immer unempfindlich. Eine solche rückläufige Empfindlichkeit rein motorischer Nerven kommt auch an den peripheren Zweigen derselben vor, z. B. an den Aesten des N. facialis, in welche sensible Fasern des N. trigeminus eintreten und centralwärts verlaufen (Bernard). Auch diese Empfindlichkeit hört auf, wenn der N. trigeminus durchschnitten ist. Die rückläufige Empfindlichkeit der vorderen Wurzel ist also keineswegs als eine Ausnahme vom Bell'schen Gesetz zu betrachten; vielmehr treten die sensibeln Fasern der vorderen Wurzel ausschliesslich durch die hintere Wurzel in das Centralorgan ein. Aber die Bedeutung dieser Eigenschaft ist noch nicht hinreichend aufgeklärt. An den peripheren Nervenästen scheint das Umbiegen sensibler Fasern in centraler Richtung durch Beimischung zu motorischen Aesten nur die Bedeutung zu haben, dass auf diese Weise sensible Fasern auf einer sich ihnen darbietenden Bahn zu gewissen centralwärts gelegenen Organen gelangen, in denen sie ihr peripheres Ende erreichen. Es wäre daher auch denkbar, dass die sensibeln Fasern der vorderen Wurzeln die Bestimmung hätten, die Häute des Rückenmarks, welche wie die des Gehirns offenbar empfindlich sind, zu versorgen. Es ist auch die Ansicht geäussert worden, dass die sensibeln Fasern nach kurzem Verlauf in den vorderen Wurzeln wieder peripherwärts umbiegen; doch ist solches Verhalten durch die Beobachtung nicht festgestellt.

Erregbarkeit der vorderen Wurzel. — Eine andere Beziehung der hinteren zur vorderen Wurzel besteht nach Cyon darin, dass unmittelbar nach der Durchschneidung der hinteren Wurzel sich die Erregbarkeit der vorderen Wurzel auf Reizung erheblich vermindert. Die Ursache dieser Aenderung ist bisher nicht genügend festgestellt.

Wir wissen zwar, dass in der Nähe eines Querschnitts die Erregbarkeit des motorischen Nerven erst ansteigt und dann absinkt; aber in diesem Falle liegt zwischen Querschnitt und motorischer Nervenstelle das Centralorgan, und es müsste sich nach dieser Auffassung der Einfluss des Querschnitts der hinteren Wurzel reflexartig auf die vordere Wurzel ausbreiten. Man könnte allenfalls auch daran denken, dass die beständigen natürlichen Erregungen der sensibeln Nerven vermittels des Centralorgans die Erregbarkeit der motorischen Nerven steigern oder sich zu dem Reize hinzuaddiren. Von G. Heidenhain und Grünhagen wird eine Aenderung der Erregbarkeit der vorderen Wurzeln nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln in Abrede gestellt.

Das Spinalganglion. — Von grosser Bedeutung für die Funktion der hinteren Wurzel ist das ihr zugehörige Spinalganglion. Es ist bereits oben (s. S. 466) erörtert worden, dass das Spinalganglion das Ernährungscentrum der sensibeln Fasern der Rückenmarksnerven ist, während das Ernährungscentrum für die motorischen Fasern im Rückenmark liegt. Nach der Durchschneidung der hinteren Wurzel zwischen Ganglion und Rückenmark degenerirt der centrale Stumpf, während der periphere Theil der Wurzel wie der ganze Nervenstamm normal bleibt. Die Fasern der hinteren Wurzeln müssen daher mit den Ganglienzellen des Spinalganglions in einer physiologischen Beziehung stehen. Diese Ganglienzellen sind grosse kugelige oder ovale Zellen ohne Protoplasmafortsätze. An den Spinalganglien der Knorpelfische hat Rudolph Wagner den Zusammenhang der Nervenfasern mit den Zellen zuerst nachgewiesen. Diese Zellen sind bipolare; es entspringen aus ihnen an zwei gegenüber liegenden Stellen zwei markhaltige Nervenfasern, von denen die eine nach der Peripherie, die andere nach dem Centrum hin verläuft. In den Spinalganglien der Säugethiere hingegen sind die Ganglienzellen scheinbar unipolar, aber die austretende Nervenfaser theilt sich nach Ranvier T-förmig in zwei Aeste, von denen der eine centralwärts, der andere nach der Peripherie verläuft (Fig. 134).

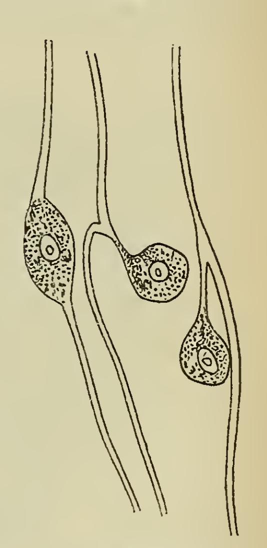


Fig. 134. Spinalganglienzellen (nach Edinger).

Man darf hieraus schliessen, dass die sensible Erregung durch die Ganglienzellen hindurchgeleitet wird, mindestens muss dies bei den bipolaren Zellen der Fische der Fall sein, während bei den unipolaren Zellen die Möglichkeit vorliegt, dass die Erregung die Zelle selbst nicht passirt. Indess könnte auch hier in dem T-Stück der Faser die Erregung zur Zelle hin- und wieder zurückgeleitet werden. Wie dem auch sein mag, jedenfalls besteht die Funktion dieser Ganglienzellen wesentlich darin, die Ernährung der aus ihnen hervorgehenden Fasern in normaler Weise zu erhalten. Nicht ohne Bedeutung dürfte es in dieser Hinsicht sein, dass die Ganglien mit einem reichlichen Blutgefässnetz versehen sind. Ob ihnen neben dieser trophischen Funktion noch irgend eine andere zukomme, ist nicht entschieden. Exner hat gefunden, dass die Fortpflanzung der negativen Schwankung

durch die Spinalganglien des Frosches, mit Hilfe des Rheotoms gemessen, keine merkbare Verzögerung erleidet. Vielleicht passirt auch bei diesen Thieren die Erregung die Zellen nicht direct, wenn diese unipolar sind, und es wäre daher von Interesse, den Versuch an den Rückenmarkswurzeln der Knorpelfische zu wiederholen. Es ist ferner festgestellt, dass die negative Schwankung auch in centrifugaler Richtung durch die Spinalganglien hindurchgeleitet wird.

2. Das Rückenmark.

Bau desselben (Fig. 135). — Die weissen Stränge des Rückenmarks bestehen vorzugsweise aus longitudinal verlaufenden, markhaltigen Nervenfasern ohne Schwann'sche Scheide, von einem zarten, aus Gliazellen und -Fasern bestehenden Bindegewebe umhüllt. Die Fasern der vorderen und hinteren Wurzeln treten quer oder mehr oder weniger schräg

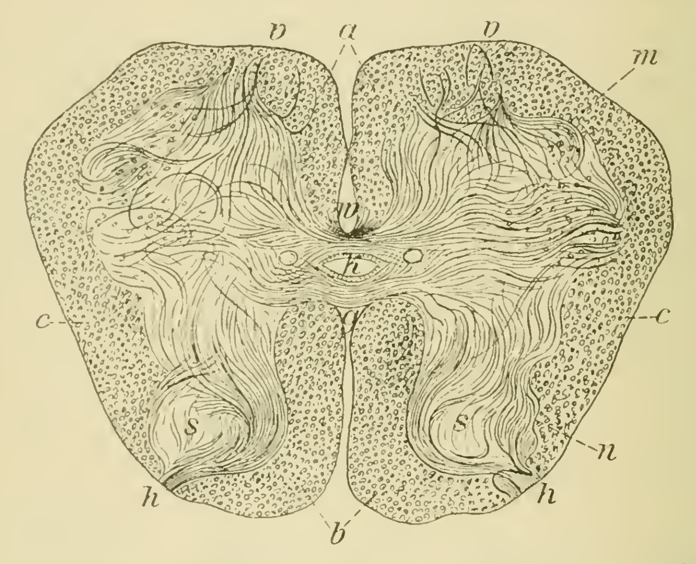


Fig. 135. Querschnitt des Rückenmarks (Lendengegend), nach Gerlach: *a* Vorderstränge, *b* Hinterstränge, *c* Seitenstränge, *v* vordere, *h* hintere Wurzel, *w* vordere weisse Commissur, *g* hintere graue Commissur, *k* Centralcanal, *m* Vorderhorn, *s* Hinterhorn.

nach oben zur grauen Substanz der Vorder- und Hinterhörner durch die weisse Substanz hindurch und bilden so die Grenze zwischen den weissen Strängen.

In der grauen Substanz des Rückenmarks liegen eine grosse Anzahl von Ganglienzellen eingebettet, deren Protoplasma eine reiche Zahl von feinen Verästelungen, „die Protoplasmafortsätze“, nach allen Seiten hin aussendet (s. Fig. 132). Besonders grosse Zellen finden sich in den Vorderhörnern, in denen man eine mediale und eine laterale Gruppe unterscheidet. Deiters hat nachgewiesen, dass diese Ganglienzellen ausser ihren Protoplasmafortsätzen einen Fortsatz absenden, „den Axencylinderfortsatz“, welcher direct in eine Nerven-

faser der vorderen Wurzel übergeht. Die Ganglienzellen der Vorderhörner sind daher als Centra für die vorderen Wurzeln der Rückenmarksnerven anzusehen; sie sind unzweifelhaft motorische Ganglienzellen, welche die Funktion haben, Erregungsimpulse auf die motorischen Nerven zu übertragen. In dem mittleren Abschnitt der grauen Substanz und in den Hinterhörnern nehmen die Ganglienzellen an Grösse ab, zeigen aber nach den neueren Untersuchungen dieselbe Beschaffenheit, so dass man an allen Zellen neben den Protoplasmafortsätzen nur einen Axencylinderfortsatz unterscheidet. Nach den neueren Forschungen von Golgi, Ramon y Cajal und Anderen besitzen die Ganglienzellen nicht nur im Rückenmark, sondern auch im Gehirn meist nur einen Axencylinder- oder Nervenfortsatz, welcher in eine leitende Nervenfaser übergeht; die Protoplasmafortsätze hingegen sollen frei im umliegenden Gewebe mit feinen Spitzen enden, ohne mit einer Nervenfaser in leitende Verbindung zu treten. In früherer Zeit glaubte man (Stilling), dass die benachbarten Ganglienzellen sich durch anastomosirende Fortsätze mit einander verbänden; dies ist aber durch die neueren Untersuchungen widerlegt.

Die hinteren Wurzelfasern senden durch die Substantia gelatinosa Rolandi hindurch in die Hinterhörner zahlreiche Fasern hinein; ein anderer Theil ihrer Fasern begiebt sich direct in die Hinterstränge. Während man früher vermuthete, dass die hinteren Wurzelfasern aus den kleinen Ganglienzellen der Hinterhörner entspringen, ist nach den neueren Forschungen das Verhältniss ein ganz anderes. Die hinteren Wurzelfasern, welche in die graue Substanz eintreten, verlaufen eine kürzere oder weitere Strecke in derselben; einige von ihnen erstrecken sich bis in die Vorderhörner hinein; sie endigen überall in büschelförmigen Aufsplitterungen, welche man „Endbäumchen“ genannt hat. Diese Endbäumchen umfassen mit ihren feinen Aestchen die Ganglienzellen, ohne sich mit den Protoplasmafortsätzen direct zu verbinden. Wir müssen indessen annehmen, dass sie die Fähigkeit haben, die anliegenden Ganglienzellen in Erregung zu versetzen.

In der grauen Substanz sieht man daher eine grosse Anzahl von feinen Fasern, welche den Protoplasmafortsätzen und den Endbäumchen angehören. Das früher von Gerlach angenommene Nervenfasernetzwerk, welches aus den sensibeln Fasern hervorgehen sollte, existirt in Wirklichkeit nicht. Vielmehr entsteht durch die dendritischen Verzweigungen der Protoplasmafortsätze und durch die Endbäumchen der von den hinteren Wurzeln und den weissen Strängen des Markes eintretenden Fasern ein filzartiges Flechtwerk von feinsten Nervenfäden. Ausserdem wird die graue Substanz durchzogen von den eintretenden vorderen und hinteren Wurzelfasern, von Axencylinderfortsätzen, welche aus der grauen Substanz in die weissen Stränge eintreten, und von Fasern, welche aus den Strängen in die graue Substanz eintreten, um sich dort in Endbäumchen aufzulösen.

Die Lehre von den Neuronen. — Aus den neueren Untersuchungen über die Struktur der Centralorgane von Golgi, Ramon y Cajal, Kölliker, Waldeyer und Anderen ist eine für die Physiologie sehr bedeutungsvolle und für die Zukunft vielversprechende Lehre hervorgegangen. Das ganze Nervensystem ist nach dieser Lehre aus

gewissen „Nerveneinheiten“ aufgebaut, welche Waldeyer „Neurone“ genannt hat. Ein Neuron besteht erstens aus einer Nervenzelle oder Ganglienzelle, welche entweder im Gehirn und Rückenmark oder in einem Ganglion der peripheren Nerven (Spinalganglien z. B.) oder, wie es scheint, auch in den peripheren Organen (Haut, Netzhaut u. s. w.) liegen kann, zweitens aus einem Nervenfortsatz, welcher entweder nach der Peripherie oder nach dem Centrum hin gewendet ist und sich daselbst in ein Endbäumchen auflöst. An ein solches Neuron kann sich ein zweites, ein drittes u. s. w. anschliessen, indem das Endbäumchen des ersten die Ganglienzelle des zweiten, und das Endbäumchen des zweiten die Ganglienzelle des dritten Neuron umfasst, wie es nebenstehende Fig. 136 darstellt. Man kann daher zweckmässig Neurone erster, zweiter, dritter und höherer Ordnung unterscheiden. Ist die Ganglienzelle des Neuron centralwärts und der Nervenfortsatz mit Endbäumchen peripherwärts gelegen, so leitet dasselbe centrifugal, ist die Zelle hingegen peripher und das Endbäumchen centralwärts gerichtet, so leitet das Neuron centripetal. Es kann daher ein System von Neuronen der centrifugalen, resp. motorischen, oder der centripetalen, resp. der sensibeln Leitung dienen. Es lässt sich ferner für jedes Neuron der fundamentale Satz aufstellen, dass sich dasselbe bei der Entwicklung aus einer embryonalen Nervenzelle (Neuroblast) bildet, aus welcher die Nervenfortsätze und Protoplasmafortsätze hervorwachsen. Die Zelle eines Neurons ist daher auch das trophische Centrum der zugehörigen Nervenfaser.

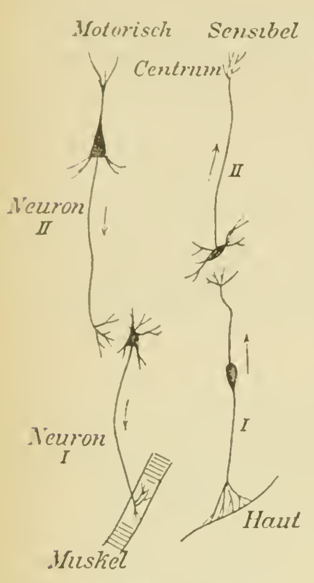


Fig. 136. Schema der Neurone.

a) Die centralen Funktionen des Rückenmarks.

Das Rückenmark enthält erstens Centra für die aus ihm entspringenden Nerven und zweitens die nervösen Leitungsbahnen, welche die Erregungen der Nerven zum Gehirn und von diesem zu den Nerven leiten. Dass das Rückenmark nicht nur als Leitungsorgan zu betrachten ist, ist schon frühzeitig erkannt worden und geht unmittelbar aus seinem Bau hervor. Wäre es nur ein Leitungsorgan, so müsste es wie ein Nervenstamm nach dem Gehirne zu continuirlich an Dicke zunehmen, was bekanntlich nicht der Fall ist. Vielmehr finden wir an demselben eine Hals- und eine Lendenanschwellung vor, die dadurch entstehen, dass an diesen Stellen eine grössere Zahl von Nerven aus der grauen Substanz entspringen. An diesen Stellen nimmt daher nicht die weisse, sondern vornehmlich die graue Substanz an Mächtigkeit zu. Volkmann und Stilling haben durch Messung nachgewiesen, dass der Querschnitt aller Wurzeln der

Rückenmarksnerven mehr als 11mal grösser ist als der Querschnitt des Rückenmarks an seiner oberen Grenze. Die Zahl der Fasern in der weissen Substanz der Rückenmarksstränge ist daher viel kleiner als die Zahl aller Wurzelfasern. Schliesslich haben die histologischen Untersuchungen mit Bestimmtheit ergeben, dass die motorischen Fasern aus den Ganglienzellen des Rückenmarks entspringen und dass ein grosser Theil der sensibeln Fasern in dem Rückenmarksgrau endigen. Birge hat auf Schnittserien des Froschrückenmarkes die Zahl der vorderen Wurzelfasern (5700—5800 auf jeder Seite) ungefähr gleich der Zahl der Ganglienzellen der vorderen Hälfte des Rückenmarks gefunden.

Das Rückenmark besitzt, im Gegensatze zum Gehirn, nicht die Fähigkeit, willkürliche Bewegungen zu vermitteln. Wenn man ein Thier köpft oder enthirnt, so hören sofort alle willkürlichen Bewegungen im ganzen Rumpf auf. Diese Trennung von Gehirn und Rückenmark, ohne besondere Vorsichtsmaassregeln vorgenommen, hat bei Säugethieren den sofortigen Tod zur Folge; bei Kaltblütern dagegen bleiben die Funktionen des abgetrennten Rückenmarks noch eine geraume Zeit erhalten und sind daher an diesen Thieren, besonders an Fröschen, eingehend studirt worden. Ist das Rückenmark an irgend einer Stelle durchtrennt, so hört die willkürliche Bewegung in allen Körpertheilen, welche ihre Nerven unterhalb dieser Stelle aus dem Marke beziehen, gänzlich auf. Beim Menschen stellt sich, wenn das Rückenmark durch pathologische Ursachen leitungsunfähig geworden ist, in den entsprechenden unteren Körpertheilen eine vollständige Lähmung aller Bewegungen und Empfindungen ein, eine vollständige Paralyse und Anästhesie.

Reflexe. — Dagegen können vom Rückenmark aus Reflexe zu Stande kommen, welche auch nach Abtrennung vom Gehirn fortbestehen, so lange das Organ erregbar bleibt. Das Rückenmark ist demnach ein wichtiges Reflexcentrum, das sich aus vielen einzelnen reflectorisch thätigen Centren zusammensetzt. Alle motorischen Nerven, welche aus dem Rückenmark entspringen, können vermittels dieser Centren reflectorisch in Aktion versetzt werden. Besonders lebhaft sind die vom Rückenmark eingeleiteten Reflexbewegungen an kaltblütigen Thieren, Amphibien und Reptilien, welche von Marshall Hall und von Volkmann zuerst genauer beobachtet worden sind. Man kann sie aber auch an warmblütigen Thieren wahrnehmen, wenn sie auch nicht so ausgiebig erfolgen wie an Kaltblütern.

Man unterscheidet im Allgemeinen zweierlei Arten von Reflexen und zwar 1. geordnete und 2. ungeordnete Reflexbewegungen. Geordnete Reflexe sind in ihrem Typus den willkürlichen Bewegungen ähnlich, d. h. sie setzen sich aus geordneten Bewegungen zusammen, welche den Charakter der Zweckmässigkeit an sich tragen. Wenn man bei einem Frosch das Gehirn vom Rückenmark dicht unterhalb des verlängerten Markes abtrennt, so treten zwar keine willkürlichen Bewegungen mehr an dem Rumpfe auf; aber das Thier kann die ausgiebigsten Bewegungen ausführen, sobald es hierzu durch einen einwirkenden Reiz veranlasst wird. Setzt man es auf den Tisch, so bleibt es in der Normalhaltung ruhig sitzen, indem es wie ein unverletztes Thier die vier Extremitäten an den Leib anzieht. Berührt man eine Extremität, so erfolgt eine Reaktionsbewegung. Bringt man sie in eine gestreckte Lage,

so wird sie wieder an den Körper angezogen; drückt man die Zehen oder eine andere Hautstelle mit einer Pincette, so treten wie bei einem unverletzten Thiere Abwehrbewegungen auf, wodurch dasselbe sich dem Reize zu entziehen sucht. Es werden abwechselnd Beuge- und Streckbewegungen mit den Extremitäten ausgeführt, die Pfoten stemmen sich gegen die quetschende Pincette, und zu diesen Abwehrbewegungen gesellen sich Fluchtbewegungen hinzu. Der enthirnte Frosch ist im Stande, eine Sprungbewegung zu machen, die sich von der eines normalen Thiers nur durch Mangel an Geschicklichkeit unterscheidet. Von Pflüger sind diese complicirten geordneten, vom Rückenmark abhängigen Bewegungen genauer studirt worden. Er zeigte, dass sie viel ausgiebiger und verwickelter sind, als man bis dahin angenommen hatte. Pflüger constatirte, dass jede verschiedenartige Reizung immer die zweckentsprechende Bewegung hervorruft, wie sie auch an einem unversehrten Thiere zu erfolgen pflegt. Bei mechanischen Reizungen der Haut durch Quetschung und Druck werden zweckentsprechende stossende Abwehrbewegungen ausgeführt: wenn man dagegen die Haut an irgend einer Stelle mit Essigsäure betupft, so macht das Thier mit den Pfoten regelrechte Wischbewegungen wie ein unverletztes. In beiden Fällen erfolgt auf die verschiedenartige Reizung auch eine verschiedenartige zweckentsprechende Reaktion. Hierbei wechselt der Modus der Bewegungen je nach dem Orte der Reizung, und jedesmal sind dieselben so eingerichtet, dass die gereizte Stelle mit Sicherheit getroffen wird. Quetscht man die Gegend des Afters, so stemmen sich beide Pfoten mit Macht gegen das quetschende Instrument, bestreicht man an dem auf dem Rücken liegenden Thiere die Innenfläche des Knies mit Essigsäure, so wischt es mit der Pfote desselben Beines die Säure ab, bestreicht man hingegen die Bauchgegend damit, so gebraucht das Thier beide Pfoten zum Abwischen. Pflüger hat aus seinen vielfachen Beobachtungen geschlossen, dass in dem Rückenmark neben diesen reflectorischen Vorgängen auch psychische Processe niederen Grades stattfinden, ähnlich denen im Gehirn, und ist der Meinung, dass das Rückenmark der Sitz eines Sensoriums sei (Rückenmarksseele). Zur Stütze dieser Ansicht giebt er folgende Versuche an. Wenn man einem enthirnten Frosch den Unterschenkel unterhalb des Knies amputirt und die Innenfläche des Knies mit Essigsäure betupft, so macht das Thier zunächst vergebliche Anstrengungen mit dem Stumpf dieser Extremität, um die Säure zu entfernen. Schliesslich sieht man aber in manchen Fällen, dass die Reflexe sich auf die andere Körperseite ausbreiten und dass die Pfote der anderen Extremität zu Hilfe genommen wird, um durch Wischbewegungen die Säure zu beseitigen. An abgeschnittenen Schwänzen von Salamandern und Aalen hat Pflüger folgenden lehrreichen Versuch angestellt. Diese Körpertheile, welche in ihrem Wirbelkanal noch einen grossen Theil des unteren Rückenmarksabschnittes enthalten, machen auf einwirkende Tastreize, auf Drücken, Brennen u. s. w. heftige schlängelnde Reflexbewegungen. Hängt man den Schwanz senkrecht auf und bringt an der Schwanzspitze eine Lichtflamme gegen die Haut, so krümmt sich der Schwanz auf der gereizten Seite convex. Nähert man dagegen die Lichtflamme dem mittleren Theile des Schwanzes, so krümmt er sich an der gereizten Seite concav. Beides geschieht, wie man leicht erkennt, durchaus zweck-

entsprechend, um die gebrannte Hautstelle dem Reize zu entziehen. Das eine Mal aber ziehen sich die Muskeln der ungereizten, das andere Mal die der gereizten Seite zusammen, je nach dem Orte der Hautreizung.

Aehnliche Bewegungen wie an diesen Thieren hat Luchsinger an geköpften Schlangen beobachtet. Drückt man den Schwanz derselben, so kriechen sie in windenden Bewegungen vorwärts; drückt man einen Stab gegen ihren Körper, so ringeln sie sich um denselben und umschlingen ihn krampfhaft. Das Rückenmark dieser Thiere enthält daher Centra von sehr complicirter Funktion, welche eine grosse Mannigfaltigkeit von wohlgeordneten, zweckentsprechenden Bewegungen des Körpers vermitteln können. Entgegen der Pflüger'schen Ansicht, dass man dem Rückenmark die Eigenschaft eines Sensoriums zuertheilen müsse, in welchem die zugeleiteten sensibeln Reize zur Empfindung und Wahrnehmung kommen, und in welchem sich ein gewisser Grad von Bewusstsein entwickele, hat Goltz die Theorie aufgestellt, dass die nervösen Centra im Rückenmark nur als Reflexmechanismen aufzufassen seien. Er hält es nicht für nöthig, zur Erklärung der genannten Erscheinungen das Stattfinden psychischer Processe im Rückenmark anzunehmen, und weist vor Allem darauf hin, dass jene Reflexaktionen immer mit zwingender Nothwendigkeit und maschinenartiger Regelmässigkeit auftreten, wenn die Bedingungen des Versuches constant bleiben. In der That kann man in solchem Falle mit Bestimmtheit den Erfolg der Reizung voraussagen, was bei einem unversehrten Thiere nicht immer zutrifft; denn bei diesem unterliegen die vom Rückenmark abhängigen Reflexe in hohem Grade dem abändernden Einfluss der jeweiligen Gehirnerregungen. Wenn man einen enthirnten Frosch senkrecht aufhängt, so zieht er bei der Berührung der Pfoten ausnahmslos die Extremität an den Leib an und lässt sie dann, der Schwere folgend, wieder herabsinken. Der unversehrte Frosch kann dagegen unter denselben Bedingungen die mannigfaltigsten Bewegungen mit der Extremität ausführen, obgleich auch häufig ein Anziehen derselben erfolgt. Indessen beweist die Regelmässigkeit und Gesetzmässigkeit der Reflexaktionen keineswegs, dass mit ihnen im Rückenmark kein sensorieller psychischer Vorgang verknüpft sei, und es wird sich durch keinerlei objective Beobachtung hierüber entscheiden lassen. Das geköpfte Thier giebt bei der Reizung alle Zeichen einer Schmerzempfindung zu erkennen, wie es das mit Gehirn versehene Thier thut. Daraus geht aber noch nicht hervor, dass die im Rückenmark ablaufenden Erregungsprocesse, welche die Ursache der Reaktionen und Schmerzäusserungen sind, auch zum Bewusstsein gelangen, d. h. Empfindungen, Wahrnehmungen und Vorstellungen erwecken. Für diese psychischen Processe, welche rein subjectiver Natur sind, haben wir kein objectives Kennzeichen.

Die geordneten Reflexbewegungen, welche vom Rückenmark ausgehen, kann man daher sehr wohl als das Product eines sehr complicirten nervösen Mechanismus betrachten, gleichgültig, ob man ihm zugleich eine Art von Sensorium zuertheilt oder nicht. Der Grad der Zweckmässigkeit dieser Bewegungen kann über diese Frage nicht entscheiden, denn viele zweckmässige Bewegungen werden ohne Bewusstsein ausgeführt. Auch an warmblütigen Thieren hat man nach der Entfernung des Gehirns noch kurze Zeit reflectorische Be-

wegungen wahrgenommen. Volkmann sah an jungen Hunden, denen er das grosse und kleine Gehirn mit Ausnahme des verlängerten Markes zerstört hatte, dass sie beim Zerren der Ohren seine Hand mit der Vorderpfote zu entfernen suchten; an geköpften Hunden beobachtete er, dass sie auf Kneifen den Schwanz einzogen. Auch an Vögeln sieht man unmittelbar nach dem Köpfen einige Flug- und Laufbewegungen. Besonders deutlich und lange anhaltend sind die reflectorischen Bewegungen an neugeborenen geköpften Säugethieren. Durchschneidet man an erwachsenen Säugethieren das Rückenmark in der Mitte, so tritt eine langanhaltende Reaktionslosigkeit der unteren Körperhälfte ein, so dass es scheint, als ob dem Rückenmark in den unteren Abschnitten keine Reflexaction zukäme. Goltz hat aber gezeigt, dass, wenn man die Thiere längere Zeit am Leben erhält, die Reflexe sich allmählig einstellen. Man muss daher annehmen, dass der Schnitt aus noch unbekannten Gründen in dem darunter gelegenen Stück des Rückenmarks einen Zustand der Unerregbarkeit hervorruft, der allmählig weicht. Alsdann beobachtet man, dass die Thiere beim Drücken der Pfoten die hinteren Extremitäten anziehen, kräftige rhythmische Stossbewegungen mit ihnen ausführen und dass sie beim Kitzeln einer Hautstelle Kratzbewegungen machen; ebenso reagirt der Schwanz der Thiere lebhaft auf jede Reizung, indem er sich nach der der gereizten Stelle entgegengesetzten Seite bewegt. Im Uebrigen aber verhalten sich die unteren Körpertheile bei den willkürlichen Bewegungen wie vollkommen gelähmte Glieder.

Die unbewussten Bewegungen, welche wir im Schlaf ausführen, wie das Kratzen von Hautstellen, Umlegen des Körpers, wenn die Lage unbequem ist, und andere Bewegungen ähnlicher Art, können als Reflexe aufgefasst werden, welche vornehmlich von den Centren des Rückenmarkes ausgehen. Doch ist es immerhin fraglich, in wie weit gewisse Abschnitte des Gehirns, verlängertes Mark, Mittelhirn, Kleinhirn an solchen Vorgängen betheiligt sind. Abgesehen davon tragen aber alle im Schlafe oder in ähnlichen Zuständen, d. h. ohne Bewusstwerden, ausgeführten Bewegungen den Charakter der Reflexbewegungen. Vom Rückenmark allein ausgehende Reflexe sind beim Menschen nur in pathologischen Fällen beobachtet worden. An Enthaupteten hat man nur kurz dauernde Krämpfe der Rumpfmuskeln wahrgenommen.

Die ungeordneten Reflexe bestehen aus Zuckungen oder Krämpfen einzelner Muskeln und Muskelgruppen und können sich auf alle Muskeln zugleich erstrecken. Sie bestehen daher in ungeordneten, krampfhaften Bewegungen der Körpertheile und besitzen nicht den Charakter der Zweckmässigkeit. Während die geordneten Reflexe durch Reizung sensibler und sensorischer Nervenenden in der Haut oder anderen peripheren Organen hervorgebracht werden, erfolgen ungeordnete Reflexe vornehmlich bei starker schmerzerregender Reizung der Nervenstämme. Zuweilen aber gehen die geordneten Reflexe in ungeordnete über, wenn die Reizung an irgend einem Organ eine gewisse Stärke überschreitet. Ungeordnete Reflexkrämpfe sehen wir z. B. auftreten, wenn wir den Stamm eines sensibeln Nerven mit starken elektrischen Strömen reizen. Volkmann hat gezeigt, dass die Reizung der hinteren Wurzeln eines Rückenmarksnerven Reflexkrämpfe hervorruft, dass sie

aber, um eine Wirkung auszuüben, bedeutend stärker sein muss als die Reizung, welche von der Haut aus einen Reflex hervorruft. Dies erklärt sich hinreichend durch die grosse Empfindlichkeit der Nervenendapparate in der Haut. Während aber die Hautreizung, welche nur wenige sensible Nervenfasern trifft, geordnete Reflexe auslöst, erregt die Reizung eines sensibeln Nervenstammes oder der hinteren Wurzeln immer ungeordnete Reflexe. Daraus folgt, dass die schwache Reizung beschränkter sensibler Nervenfasern, wie die der Tastnerven der Haut, im Rückenmark einen Erregungsprocess erzeugt, der sich in den Centren desselben in ganz bestimmten begrenzten Bahnen bewegt. Die kräftige Reizung eines sensibeln Nervenstammes dagegen löst in den Centren Erregungen aus, die sich mehr oder weniger auf unbegrenzten Bahnen ausbreiten und daher ungeordnete Bewegungen zur Folge haben. Pflüger hat die Art und Weise, wie sich im Rückenmark die Reflexerregungen auszubreiten pflegen, nach mannigfachen Beobachtungen festgestellt. Er stellt hierüber folgende Gesetze auf: 1. Das Gesetz „der gleichseitigen Leitung für einseitige Reize“: Man sieht, dass bei der Reizung sensibler Nerven die Reflexe zuerst auf der gereizten Seite und zwar an Muskeln auftreten, deren motorische Nerven in gleichem Niveau aus dem Rückenmark entspringen wie die gereizten sensibeln Nerven. Bei schwächeren Reizen bleiben die Reflexe auf die gereizte Seite beschränkt. 2. Das Gesetz der „Reflexionssymmetrie“: Wenn auf der entgegengesetzten Seite Reflexe auftreten, so werden davon nur solche Muskeln ergriffen, die auf der gereizten Seite schon in Aktion gesetzt waren. Auf der gereizten Seite sind aber die Reflexe immer intensiver als auf der anderen. 3. Das Gesetz der „intersensitiv-motorischen Bewegung und Reflexirradiation“: Wenn bei Verstärkung der Reize eine Ausbreitung der Reflexe in der Rückenmarksaxe stattfindet, so geschieht dies immer zuerst in der Richtung nach dem verlängerten Marke zu. Hat der Erregungsprocess das verlängerte Mark erreicht, so kann von diesem aus der Reflex rückwärts auf alle Gebiete der motorischen Centren ausstrahlen. Eine solche Ausbreitung von Erregungen in den Centren hat man mit dem Namen „Irradiation“ bezeichnet. Auch die unter pathologischen Umständen vorkommenden Reflexkrämpfe hat Pflüger nach diesen Gesetzen gedeutet. Findet z. B. im Gebiete des Plexus brachialis durch Verwundung oder Geschwülste eine sensible Reizung statt, so beobachtet man nicht selten Krämpfe in den Muskeln des zugehörigen Armes. Breiten sich diese Krämpfe aus, so gerathen Muskelgruppen in Mitleidenschaft, deren Nerven in einem höherem Niveau des Markes entspringen, also aus dem Plexus cervicalis und dem N. accessorius. Es gesellen sich daher Krämpfe der Hals- und Nackenmuskeln hinzu. Hat die Reflexerregung die Med. obl. erreicht, so können von dort aus allgemeine Krämpfe aller Körpermuskeln hinzutreten. Niemals aber springt die Reflexerregung von Muskeln der oberen Extremität unmittelbar auf die der unteren Extremität über, d. h. die Erregung breitet sich im Marke niemals primär von einem oberen nach einem unteren Niveau hin aus. In manchen pathologischen Fällen bleiben die Reflexkrämpfe auf die gereizte Seite beschränkt; in anderen ergreifen sie auch die andere Seite, aber immer nur solche Nerven, welche schon auf der gereizten Seite ergriffen waren. Nach einem Bruch des rechten Unterschenkels z. B. entstand Krampf der Kaumuskeln (Trismus) auf der rechten Seite; bei

einem Tumor im N. semimembranosus linkerseits stellten sich linksseitige epileptische Krämpfe ein. Bei einer Neuralgie des N. trigem. linkerseits erschienen zuerst Krämpfe im Gebiete des N. facialis, dann des N. hypoglossus und des N. accessorius linkerseits; später erst gesellten sich auch Krämpfe im Gebiete des N. facialis rechterseits hinzu. Immer sind die Reflexkrämpfe auf der afficirten Seite intensiver als auf der gesunden. Pflüger dehnt diese Gesetze der Reflexausbreitung, wie einige Beispiele zeigen, auch auf die reflectorischen Centra des Gehirns aus. Auch im Gehirn breitet sich der Reflex meist von sensibeln Nerven auf solche motorische Nerven hin aus, deren Ursprung näher der Med. oblongata liegt. Reizung des Opticus erzeugt durch den N. oculomotorius Verengerung der Pupille; Reizung der Conjunctiva erregt Reflex vom N. trigem. auf den N. facial., der die Schliesser des Auges innervirt; Reizung der Nasenschleimhaut verursacht Niesen, einen Reflex vom N. trigem. auf die Respirationsnerven; Reizung des Gaumens verursacht Erbrechen. einen Reflex vom N. glossopharyng. und trigem. auf den N. vagus und die Nn. respiratorii (s. d. Cap. C.).

Die Medulla oblongata enthält ein Reflexcentrum, von welchem aus die Erregung auf alle motorischen Centra hin ausstrahlen kann (s. d. Cap. B. 3).

Zu den Reflexzuckungen gehört der „Sehnenreflex". Westphal hat beobachtet, dass, wenn man auf die Patellarsehne des M. quadriceps mit der Kante der Hand oder einem Percussionshammer schlägt, sich der Muskel zusammenzieht. Man stellt den Versuch am einfachsten so an, dass man ein Bein im Sitzen über das andere legt und zwischen Kniescheibe und Tuberositas tibiae die Patellarsehne klopft; man sieht dann eine deutliche Hebung des Unterschenkels eintreten. Denselben Erfolg erhält man am Fussgelenk beim Klopfen der Sehnen des M. tibial. antic. oder der Mm. peronaei. Durch Versuche an Thieren kann man feststellen, dass der Vorgang in einem Reflex besteht, und dass die Muskeln nicht etwa direct mechanisch gereizt werden; denn sobald die Nerven der Muskeln durchschnitten sind, hört der Erfolg des Versuches auf. Die Muskeln sowie ihre Sehnen sind mit sensibeln Nerven versehen (Sachs, Tschiriew), durch deren Reizung die Reflexzuckung ausgelöst wird. Auch nach Abtrennung des Lendenmarkes beim Hunde bleiben an den unteren Extremitäten die Sehnenreflexe bestehen; sie kommen also im Rückenmark zu Stande (Tschiriew). In der Nervenpathologie bedient man sich namentlich des Patellarsehnenreflexes, um die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks zu prüfen.

Lage der Centra. — Die Reflexcentra sind über das ganze Rückenmark verbreitet. Schon die älteren Beobachter haben gesehen, dass beim Frosch die Reflexe fortbestehen, wenn man das Rückenmark zwischen je zwei Wirbeln von oben nach unten hin durchschneidet, bis man an den Ursprung der Wurzeln für den Plex. sacralis gelangt ist; dann hören die Reflexe an den hinteren Extremitäten des Thieres plötzlich auf. Jedes Segment des Rückenmarks, in welchem sich Ursprünge der Nerven befinden, ist daher Sitz von Reflexcentren (Volkmann); man kann an kleinen Segmenten vom Salamander, vom Aal noch Reflexe wahrnehmen. Die Reflexe sind aber um so ausgiebiger, je grösser das erhaltene Rückenmarksstück ist, von dem sie ausgehen.

Volkmann hat auch gesehen, dass nach einer Längstheilung des Rückenmarks beim Frosch die Reflexe auf jeder Seite erhalten bleiben. Wenn beide Hälften durch eine kleine Brücke grauer Substanz noch mit einander verbunden sind, so können sich die Reflexe von einer Seite zur anderen ausbreiten.

Leitung der Reflexe und Theorie derselben. — Die Leitung der Reflexe kann im Rückenmark auf mannigfachen Wegen erfolgen, indem die Reflexerregung in den Centren einen kleineren oder grösseren Bogen zurücklegt und auf diesem Wege sich in der Richtung der Rückenmarksaxe auf geringere oder weitere Strecken oder auch von der einen nach der anderen Seite hin ausbreitet. Der einfachste Reflexbogen würde aus einer sensibeln und einer motorischen Faser gebildet werden, welche in demselben Niveau des Rückenmarksgrau mit einander durch centrale Elemente leitend verbunden sind.

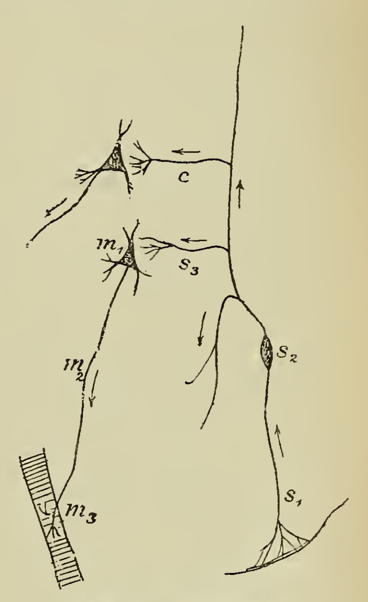


Fig. 137. Reflexbogen.

Dieser Bogen wird nach unseren neueren Kenntnissen über den Bau der Centra (s. S. 482) aus zwei Neuronen zusammengesetzt sein. Das motorische Neuron besteht aus der motorischen Ganglienzelle, dem Nervenfortsatz und seinem Endbäumchen in der Muskelfaser; das sensible Neuron besteht aus der sensiblen Faser mit ihrer Spinalganglienzelle und dem in das Rückenmark eintretenden Nervenfortsatz, dessen Endbäumchen die motorische Ganglienzelle umfasst. Fig. 137 stellt schematisch diesen Zusammenhang dar, worin $s_1\, s_2\, s_3$ das sensible Neuron und $m_1\, m_2\, m_3$ das motorische Neuron bedeutet. Die Erregung pflanzt sich in der Richtung der Pfeile fort. In jedem Neuron findet die Leitung in der Continuität der Fasern und Zellen statt. Auf welche Weise aber die Erregung von dem Endbäumchen der sensiblen centralen Faser s_3 auf die motorische Ganglienzelle übertragen wird, ist vor der Hand noch ziemlich unklar. Wenn es richtig ist, dass die Endbäumchen der sensiblen Faser sich mit den Protoplasmafortsätzen und ihren Dendriten nicht direct verbinden, sondern frei endigen, so müsste man eine Aktion durch Contakt oder, wenn ein Zwischenraum, ausgefüllt durch eine nicht nervös leitende Substanz, existirt, eine Aktion in Distanz annehmen. Im letzteren Falle könnte man wohl an einen elektrischen Schlag denken, der wie in der Platte des elektrischen Organs der Zitterfische von dem Endbäumchen erzeugt werden könnte. Wird hingegen die Verbindung der Faser mit der Zelle durch Contakt hergestellt, so genügt die Vorstellung eines sich fortpflanzenden molekularen Processes, der in solchem Falle sehr wohl von einer Substanz auf eine andere heterogene Substanz durch blossen Contakt übertragen werden könnte. Wie dem nun auch sein mag, der Erregungsprocess kann in dem Reflexbogen sich nur in einer Richtung bewegen, wäh-

rend die Nervenfasern doppelsinnig leiten können. Schon Joh. Müller und Volkmann haben constatirt, dass eine Reizung rein motorischer Nerven oder vorderer Wurzeln des Rückenmarks im Zusammenhang mit ihren Centren niemals eine sensible oder motorische Wirkung an anderen Nerven hervorruft. Es lässt sich auch nachweisen, dass die negative Schwankung wohl in der Richtung des Reflexes von der hinteren Wurzel zur vorderen, aber niemals in umgekehrter Richtung durch das Rückenmark geleitet wird. Die centralen Elemente verhalten sich daher gleichsam wie Ventile, welche die Erregung nur in einer Richtung durchlassen.

Der einfache Reflexbogen, wie wir ihn construirt haben, würde genügen, um die Entstehung einer Reflexzuckung oder eines Reflextetanus, kurzum die ungeordneten Reflexe zu vermitteln. Dass sich der Reflex von einer sensiblen Faser oder nur wenigen derselben nicht auf wenige motorische Fasern, sondern auf eine beträchtlich grössere Zahl derselben erstreckt, so dass mindestens ein ganzer Muskel, oft aber ganze Muskelgruppen in Contraktion versetzt werden, würde sich ebenfalls daraus ableiten lassen, dass eine sensible Faser der hinteren Wurzel auf ihrem Wege durch die Hinterstränge eine grosse Menge von Collateralen (s. S. 507) abgiebt, welche an motorische Ganglienzellen herantreten, wie dies Fig. 137 (*c*) schematisch angiebt. Daraus würde sich auch die Ausbreitung der Reflexe nach dem Pflüger'schen Gesetze in der Richtung nach dem verlängerten Marke erklären lassen. Sehr viel schwieriger hingegen ist es, eine befriedigende Erklärung für das Zustandekommen der geordneten Reflexe zu geben. Es ist einleuchtend, dass eine blosse Combination einer grösseren Zahl von einfachen Reflexbögen hierzu nicht ausreicht. Bei einer geordneten Reflexbewegung geräth eine gewisse Zahl motorischer Centra in Thätigkeit, und zwar in der Weise, dass ihre Erregungen der Stärke, Dauer und Zeitfolge nach zweckentsprechend abgemessen sind. Es bewegt sich bei diesen Vorgängen der Erregungsprocess offenbar in gewissen, wohl isolirten Bahnen, welche aber je nach der Stärke, Dauer, dem Ort und dem Modus der peripheren Reizung auf das Mannigfachste wechseln können. Kneifen wir an dem enthirnten Frosche eine Hautstelle, so erfolgen Bewegungen ganz anderer Art als diejenigen, welche durch Betupfen derselben Hautstelle mit Säure hervorgerufen werden. In beiden Fällen werden zwar gleiche Muskelgruppen der Extremitäten, Beuger und Strecker, in Aktion gesetzt, aber der Rhythmus ihrer Contraktionen, ihre Stärke und Dauer, ist in beiden Fällen eine ganz verschiedene. Man muss aus diesen Erscheinungen den Schluss ziehen, dass es eine grosse Zahl von Leitungsbahnen zwischen den sensiblen und motorischen Elementen der grauen Substanz giebt, und hat daher angenommen, dass die Protoplasmafortsätze und die Endigungen der sensiblen Fasern ein zusammenhängendes Fasernetz bilden, in welchem der Erregungsprocess sich auf verschiedenen Wegen fortpflanzen kann. Die Existenz eines solchen Fasernetzes, welches von Gerlach behauptet wurde, ist nach den neueren Untersuchungen allerdings zweifelhaft geworden. Indessen kommt es für die physiologische Funktion nicht wesentlich darauf an, ob zwischen den Endbäumchen der sensiblen Faser und den Dendriten der Protoplasmafortsätze eine histologische Continuität bestehe, als vielmehr darauf, dass überhaupt eine Uebertragung des Erregungsprocesses und

eine Ausbreitung desselben durch den ganzen Nervenfaserfilz der Dendriten und Endbäumchen nach verschiedenen Richtungen hin möglich sei. Setzt man dies voraus, so kann man die Hypothese machen, dass sich der Ausbreitung der Erregung in der grauen Markmasse ein gewisser Widerstand entgegenstellt, und dass dieselbe sich jedesmal in denjenigen Bahnen bewegt, in denen der Widerstand am kleinsten ist. Aus dieser Annahme würde es zu verstehen sein, dass bei schwacher sensibler Reizung sich die Reflexerregung auf den einfachsten Reflexbogen beschränkt, und dass bei weiterer Verstärkung der Reizung eine immer mehr zunehmende Ausbreitung der Erregungen in der grauen Substanz eintritt. Sind die Reizungen sehr intensiver Art, wie dies bei Reizung der Nervenstämme der Fall ist, so kann sich die Erregung in den Centren gleichmässig auf immer weitere und entferntere Reflexbögen ausdehnen, und es entstehen dann ungeordnete Reflexkrämpfe. Auch die Entstehung geordneter Reflexe liesse sich nach dieser Hypothese wenigstens dem Princip nach deuten, wenn man sich vorstellt, dass es in den Centren gewisse Leitungsbahnen giebt, in denen der Widerstand um so kleiner wird, je öfter sie beschritten werden. Man muss vor Allem in Rücksicht ziehen, dass die geordneten Reflexe des Rückenmarks solche sind, welche erst im Laufe des individuellen Lebens erworben werden. Alle solche Bewegungen, wie die Abwehrreflexe, die Kratzreflexe u. s. w., werden nur von erwachsenen, nie von neugebornen Thieren nach der Enthirnung ausgeführt. Es sind dies also Bewegungen, welche im Laufe des Lebens vermöge der Hirnthätigkeit erlernt werden. Es bildet sich daher im Rückenmark ein centraler Reflexmechanismus aus, der einerseits durch Impulse vom Gehirn aus willkürlich in Aktion gesetzt wird, andererseits aber auch ohne Verbindung mit dem Gehirn reflectorisch in Thätigkeit gerathen kann. Stellt man sich demnach vor, dass die zugeleiteten Hirnimpulse im Laufe des individuellen Lebens in den Centren des Rückenmarks Bahnen von geringerem Widerstande schaffen, so werden auch die reflectorischen Impulse sich in diesen Bahnen bewegen. So wäre es zu verstehen, dass die geordneten Reflexe den willkürlichen Bewegungen in ihrem Charakter durchaus gleichen, ohne dass sie mit Bewusstsein ausgeführt werden. Es bewegt sich der Erregungsprocess bei diesen Vorgängen im Centrum gewissermaassen in einem ausgefahrenen Geleise.

Messung der Reflexerregbarkeit. — Man hat die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks nach gewissen Methoden bei Thieren gemessen. An Fröschen ist von Türck die chemische Hautreizung zu diesem Zwecke verwendet worden. Nach der Abtrennung des Gehirns werden die Thiere senkrecht aufgehängt und die herabhängenden hinteren Extremitäten mit ihren Pfoten in eine stark verdünnte Lösung von Schwefelsäure eingetaucht. Nach Verlauf einiger Secunden bis etwa 1/2 Minute wird das Bein aus der Flüssigkeit herausgezogen. Wählt man nun eine passende Concentration der Säure aus, so kann man aus der Verlangsamung oder Beschleunigung des Reflexes die Reflexerregbarkeit beurtheilen. Von Stirling ist statt dessen mit Vortheil die elektrische Hautreizung benutzt worden, indem er den Pfoten des Thieres durch feine Drähte Inductionsströme zuführt und diejenige Stromstärke ermittelt, bei welcher die herabhängende Extremität gehoben

wird. Auch jede Berührung der Pfoten, jeder fühlbare Druck auf der Haut veranlasst ein reflectorisches Anziehen der Extremität: doch lässt sich die Stärke der mechanischen Reizung nicht genügend abstufen.

Von Stirling ist gezeigt worden, dass bei einer Erregung durch Hautreize eine Summation der Reize im Centrum stattfindet. Schwache Reize, welche einzeln noch gar keine Wirkung ausüben, bringen eine solche hervor, wenn sie mit gewisser Schnelligkeit auf einander folgen, und zwar beginnt der Reflex erst nach Ablauf einer gewissen Zahl von Reizen. Mit der Schnelligkeit der Reize nimmt bei gleichbleibender Reizstärke auch die Stärke der Reflexbewegung zu. Das Maximum der Wirkung tritt ein, wenn 16mal in der Secunde gereizt wird. Stellt man sich vor, dass die Ausbreitung der Reize unter einem Widerstande erfolgt, so kann man sich denken, dass ein einzelner schwacher Reiz in Folge dieses Widerstandes gar nicht zur Wirkung kommt, dass aber, wenn ein zweiter und dritter Reiz in derselben Stärke folgt, bevor noch die Wirkung des ersten ganz erloschen ist, die summirten Erregungen im Centrum im Stande sind, den vorhandenen Widerstand zu durchbrechen. Je schwächer daher die einzelnen Reize sind, um so schneller müssen sie auf einander folgen, um einen merklichen Reflex zu erzeugen; je stärker sie sind, um so geringere Frequenz derselben ist zu diesem Ende erforderlich. Die Summirung geht im Rückenmarke viel langsamer vor sich als der gleiche Vorgang im Muskel (s. S. 341).

Auch bei der chemischen Hautreizung nach der Türck'schen Methode findet offenbar eine Summirung der Reize im Centrum statt. Die Zeit bis zum Beginne des Reflexes bedeutet hierbei denjenigen Zeitraum, in welchem die Erregungen im Rückenmark sich bis zu der Höhe summirt haben, dass sie eben eine merkliche Wirkung auszuüben vermögen.

Beim Menschen wendet man am besten die Sehnenreflexe als Maass für die Erregbarkeit des Rückenmarks an.

Steigerung der Reflexerregbarkeit durch Gifte. — Die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks und ebenso auch die der Centra des Gehirns kann durch gewisse Gifte ausserordentlich gesteigert werden. Als Repräsentant dieser Gifte kann das Strychnin angeführt werden. Bei der Strychninvergiftung brechen heftige Krämpfe aus, die sich über alle Muskeln des Körpers ausdehnen. Die geordneten Reflexe gehen in ungeordnete tetanische Krämpfe über. Bei schwachen Strychninvergiftungen lässt sich nachweisen, dass die Krämpfe reflectorischer Natur sind. Solange die Thiere vor jedem Reize geschützt sind, treten keine Zuckungen auf; sobald aber die leiseste Berührung oder Erschütterung des Körpers, z. B. beim Klopfen auf den Tisch, stattfindet, so zucken sie krampfhaft zusammen. Anfangs beherrschen sie noch ihre Bewegungen: dann verschwinden die geordneten Bewegungen, und es brechen bei jeder Reizung kürzer oder länger dauernde Krämpfe aus. Das Strychnin wirkt daher nicht direct erregend auf die Reflexcentra, sondern erhöht nur ihre Erregbarkeit. Zur Auslösung der Strychninkrämpfe ist immer ein sensibler Reiz erforderlich; bei starker Vergiftung aber sind die beständigen natürlichen Reize zur Auslösung der Krämpfe schon ausreichend. Dass das Gift die Nerven und Muskeln

nicht reizt, beweist das Ausbleiben der Krämpfe an einem Körpertheil, dessen Nerven durchschnitten sind.

Die Erhöhung der Reflexerregbarkeit durch Strychnin und ähnliche Mittel kann man darauf zurückführen, dass der Widerstand für die Ausbreitung der Erregung im Centrum herabgesetzt wird. Aus einer solchen Annahme folgt auch, dass der geordnete Reflex in den ungeordneten übergeht, weil die Erregung nicht mehr auf die gewöhnlichen Bahnen kleinsten Widerstandes beschränkt bleibt, sondern sich ohne Hemmung auf weite Gebiete hin ausdehnt. Diese Erscheinungen sind zugleich ein physiologisches Beweismittel dafür, dass ein zusammenhängendes Leitungsnetz zwischen allen sensiblen und motorischen Elementen der Centra existirt; denn anderenfalls wäre es nicht zu erklären, dass von jedem empfindlichen Punkte des Körpers aus in allen motorischen Gebieten Reflexkrämpfe hervorgerufen werden können.

Es ist einleuchtend, dass die Reflexe, welche in der Strychninvergiftung auftreten, nicht mehr zweckmässiger Natur sein können, durch welche Reize sie auch immer ausgelöst werden mögen. Pflüger zeigte, dass der Schwanz eines mit Strychnin vergifteten Aales auf Annäherung der Flamme nicht mehr die entsprechend zweckmässige Reaktionsbewegung ausführt, sondern unter krampfhaften Zuckungen nach allen Richtungen und auch gegen die Flamme schlägt. Es ist gleichgültig, ob wir einen strychninisirten Frosch berühren, kneifen, brennen, oder die Haut mit Säure betupfen, es treten keine zweckmässigen Abwehrbewegungen, sondern einzig und allein ungeordnete tetanische und klonische Krämpfe ein. Nimmt man nach der Ansicht von Pflüger im Rückenmark ein Sensorium an, so könnte man sich vorstellen, dass dieses in der Strychninvergiftung des Markes nicht mehr im Stande sei, die Irradiation der Erregungen gehörig zu hemmen und in diejenigen Bahnen zu lenken, welche der geordneten zweckmässigen Bewegung dienen.

Ausser durch Strychnin kann die Reflexerregbarkeit der Centra auch durch Brucin, Coffein, Atropin, Nicotin und andere Gifte gesteigert werden. Manche Gifte wirken zugleich direct erregend auf die Centra ein; zu diesen gehören wahrscheinlich auch viele durch pathogene Bakterien erzeugte giftige Stoffe (Toxine, Tetanusbacillen, Hundswuthgift u. s. w.).

Herabsetzung der Reflexerregbarkeit. — Andererseits giebt es eine Reihe von Substanzen, welche die Reflexerregbarkeit herabsetzen und vernichten. Zu diesen gehören Chloroform, Chloral, Aether und einige Alkaloide des Opium, Morphin, Narcotin, Thebaïn. Durch Einathmen von Chloroform kann man alle Krämpfe zeitweise aufheben, welche durch gesteigerte Reflexerregbarkeit oder Reizung der Centra herbeigeführt sind. Das Chloroform lähmt bei der Inhalirung zuerst die Centra des Bewusstseins im Grosshirn, so dass sensible, selbst schmerzhafte Reize nicht mehr zur Wahrnehmung gelangen. Darauf beruht seine Anwendung in der praktischen Chirurgie. Bei stärkerer und länger dauernder Chloroformirung wird auch die Reflexerregbarkeit der Centra in Gehirn und Rückenmark mehr oder weniger herabgesetzt. In der tiefsten Chloroformnarkose hören bei Fröschen alle geordneten und ungeordneten Reflexe auf, können aber

nach Ausscheidung des Chloroforms ungeschwächt wieder erscheinen. In diesem Zustande vollständiger Chloroformlähmung sind die motorischen Nerven noch gut erregbar. Auch die sensiblen Nerven werden in der tiefsten Chloroformnarkose nicht gelähmt; die Aufhebung jeder Schmerzempfindung durch das Chloroform beruht einzig und allein in einer Wirkung auf die Centralorgane (Bernstein). Lässt man Chloroformdämpfe direct auf motorische Nerven einwirken, so tritt nach vorübergehender kurzer Steigerung der Erregbarkeit Lähmung derselben ein; daher kann das Chloroform bei lokaler Application auf die Haut, Zähne u. s. w., auch schmerzstillend wirken.

Einfluss der Blutbeschaffenheit. — An Säugethieren hat man beobachtet, dass der Gasgehalt des Blutes einen Einfluss auf die Reflexerregbarkeit der Centra besitzt. Namentlich sind die Centra des verlängerten Markes gegen eine solche Aenderung der Blutbeschaffenheit sehr empfindlich. Kussmaul und Tenner haben beobachtet, dass Anämie des Gehirns und der Med. obl. Krämpfe erzeugt (s. S. 162). Ebenso werden Krämpfe durch Erstickung herbeigeführt (s. S. 160). In letzterem Falle werden die Centra der Med. obl. durch das O-arme Blut in Erregung versetzt; zugleich erhöht sich dabei die Reflexerregbarkeit der Centra im Gehirn und Rückenmark. Rosenthal hat ferner beobachtet, dass das O-reiche Blut eine gesteigerte Reflexerregbarkeit der Centra herabsetzt. Wenn man bei Thieren eine ausgiebige künstliche Athmung einführt, so entsteht durch Ueberschuss von O im Blute der Zustand der Apnoe, in welchem keine spontanen Athembewegungen gemacht werden (s. S. 161). Durch Erzeugung von Apnoe bei Thieren lassen sich nun leichte Strychninkrämpfe beseitigen, woraus man geschlossen hat, dass durch reichliche Zufuhr von O zu den Centren die abnorm gesteigerte Reflexerregbarkeit herabgesetzt wird. Bemerkenswerth ist, dass sich dieser Einfluss des O nur auf die krampfhaften ungeordneten Reflexe bezieht, dass aber am unvergifteten Thiere die normalen geordneten Reflexe, z. B. Lidschluss, durch die Apnoe nicht im Geringsten in ihrer Stärke herabgesetzt werden. Ein besonderes Verhalten zeigt indess in der Apnoe die Einwirkung des N. vagus auf das Athemcentrum (s. S. 163). Man kann sich zur Erklärung der genannten Erscheinung vorstellen, dass durch O-Assimilirung in den Centren gewisse Widerstände verstärkt werden.

Reflexhemmung. — Dass wir im Stande sind, gewisse Reflexbewegungen zu unterdrücken oder bis zu einem gewissen Grade zu hemmen, ergiebt die Erfahrung. Das reflectorische Schliessen der Augenlider bei Annäherung eines Körpers an das Auge oder selbst bei Berührung des Auges kann willkürlich verhindert werden. Das reflectorische Zucken der Muskeln bei plötzlichen schmerzhaften Eingriffen, z. B. beim Stechen, Brennen der Haut, kann durch den Willen unterdrückt werden. Auch pathologische Reflexkrämpfe lassen sich bis zu einer gewissen Grenze unterdrücken, solange die Reize nicht zu stark werden, z. B. epileptische, hysterische Krämpfe, Hustenanfälle u. s. w.

Brown-Séquard hatte beobachtet, dass die Reflexerregbarkeit des Markes bei Fröschen vor der Enthirnung viel geringer ist als nach derselben. Auch wenn man das Rückenmark zur Hälfte auf einer Seite durchschneidet, findet man meist die Reflexerregbarkeit auf dieser gegen

die unverletzte Seite gesteigert. Diese Erscheinung könnte man daraus erklären, dass das Gehirn einen hemmenden Einfluss auf die Markreflexe besitze.

Es ist ferner von Setschenof durch Experimente an Fröschen nachgewiesen worden, das die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks durch den Einfluss gewisser Hirntheile herabgesetzt werden kann. Man vermag die vom Rückenmark eingeleiteten Reflexe zu hemmen, wenn man gleichzeitig die im Mittelhirn gelegenen Lobi optici reizt, Abschnitte des Gehirns, welche den vorderen Vierhügeln des Säugethiergehirns entsprechen (s. d. Cap. B. 2). Setschenof bediente sich zum Nachweis dieses Einflusses der Türck'schen Methode für die Messung der Reflexerregbarkeit. Der Frosch wird senkrecht anfgehängt, nachdem die beiden Lobi optici des Gehirns mit dem Messer durchschnitten sind. Man prüft die Reflexerregbarkeit an den herabhängenden unteren Extremitäten durch Eintauchen derselben in eine verdünnte Säurelösung. Nachdem dies geschehen, legt man zum Zwecke der Reizung ein kleines Plättchen eines Steinsalzkrystalls auf den Querschnitt der Lobi optici und beobachtet nun, dass während der chemischen Reizung dieses Hirnabschnittes die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks erheblich herabgesetzt ist. Man kann den Versuch mit besserem Erfolge, wie es scheint, unter Anwendung der elektrischen Hautreizung nach Stirling anstellen.

Setschenof hat aus diesen Versuchen geschlossen, dass sich in den Lobi optici des Frosches Hemmungscentra für die Reflexe befinden, deren Leitungsbahnen in das Mark hinabsteigen und mit den Reflexcentren in Verbindung stehen. Die Art der Einwirkung auf diese Centra kann ähnlich gedacht werden wie die des Nervus vagus auf die Herzcentra (s. S. 94). Zugleich ist aber auch von Setschenof und später von Herzen und Goltz festgestellt worden, dass eine jede starke sensible Reizung die Reflexe in anderen Gebieten des Nervensystems, welche den gereizten Nerven fern liegen, zu hemmen vermöge. Eine solche Reflexhemmung beobachtet man z. B. am Frosch in dem Gebiete des Rückenmarks an den Extremitäten, wenn man Aeste des Nerv. trigeminus reizt; auch von sensiblen Nerven des Rückenmarks aus lassen sich Reflexhemmungen erzielen. Goltz reizte am enthirnten Frosch den Nerv. ischiad. einer Seite mit elektrischen Strömen und sah, dass auf der anderen Seite die geordneten Reflexe auf taktile oder chemische Hautreize ausblieben, oder langsamer und schwächer auftraten, als ohne Reizung des Nerven. Auch auf besondere Arten von Reflexen des Markes und Gehirns erstreckt sich diese Hemmung durch sensible Reizung. Das reflectorische Quaken eines Frosches ohne Grosshirn beim Streichen der Rückenhaut (s. d. Cap. B. 1) fällt aus, wenn man einen Nerven stark reizt oder die Haut mit Säure ätzt. Auch dem Willen nicht unterworfene Vorgänge können gehemmt werden, wenn eine starke sensible Reizung gleichzeitig stattfindet. Durch den Goltz'schen Klopfversuch (s. S. 100) kann man das Herz zum Stillstand bringen, wobei die Herzvagi von den Baucheingeweiden aus reflectorisch erregt werden. Wenn man aber die Haut zugleich mit starken elektrischen Strömen reizt, so bleibt der reflectorische Herzstillstand aus. Goltz stellt sich daher vor, dass eine starke Erregung irgend eines Centrums die Erregbarkeit anderer Centra im Gehirn und Rückenmark herabsetze. Darauf könnte

man die bekannte Erfahrung zurückführen, dass während einer starken Schmerzempfindung alle Sinnesempfindungen geschwächt sind, dass ein starker Schmerz einen schwächeren gleichsam auslöscht. Zur Erklärung dieser Erscheinungen könnte man annehmen, dass eine starke sensible Erregung das Nervensystem in weiterer Ausdehnung ermüde und erschöpfe, und dass jedes Centrum bei seiner Thätigkeit auch zugleich hemmend auf die Thätigkeit anderer Centra einwirke.

Von Lewisson ist beobachtet worden, dass auch durch Reizung innerer Organe, Quetschung der Nieren, des Uterus, des Darmes, eine Lähmung der Reflexe und der willkürlichen Bewegung der hinteren Extremitäten bei Kaninchen herbeigeführt werden kann. Diesen Vorgang kann man als eine Reflexlähmung auffassen, die nicht selten unter pathologischen Verhältnissen aufzutreten scheint.

Reflexzeit. — Von Helmholtz ist am Rückenmark des Frosches die Reflexzeit gemessen worden. Er zeichnete mit Hilfe des Myographions eine reflectorische Zuckung auf, welche durch Reizung eines sensibeln Nerven hervorgerufen wurde. Die Zeit von dem Momente der Reizung bis zur eintretenden Zuckung beträgt $^1/_{10}$—$^1/_{30}$″ und ist demnach sehr gross gegenüber der kleinen Zeit, welche zwischen dem Reiz des motorischen Nerven bis zur Zuckung vergeht. Die Leitung der Erregung durch die Centralorgane des Nervensystems ist daher eine sehr viel langsamere als durch die Nerven, und man muss annehmen, dass diese starke Verzögerung des Erregungsprocesses vornehmlich in den Ganglienzellen der Centra stattfindet. Zugleich ergiebt diese Thatsache, dass der Vorgang in den centralen Elementen des Nervensystems anderer Art ist, als in der peripheren Nervenfaser. Die Verlangsamung der Leitung stimmt sehr gut mit der schon oben gemachten Vorstellung überein, dass sich der Fortpflanzung ein Widerstand entgegenstelle und dass in den Ganglienzellen Spannkräfte besonderer Art ausgelöst werden.

Von Wundt ist gefunden worden, dass die Reflexzeit der Centra durch eine schwache Strychninvergiftung sehr stark verkleinert wird und etwa bis auf $^1/_{100}$ Secunde für das Rückenmark des Frosches herabsinkt. Das Strychnin vermindert, wie wir oben angenommen haben, die Widerstände für die Ausbreitung der centralen Erregung; es erhöht daher die Geschwindigkeit derselben.

Aehnliche Reflexzeiten wie für das Rückenmark sind auch für die Reflexcentra des Gehirns gefunden worden. Exner fand für die Zeit des Lidreflexes nach Berührung der Conjunctiva etwa $^1/_{20}$ Secunde. Bei allen diesen Vorgängen nimmt die Leitung der Erregung im sensibeln und motorischen Nerven und die Latenz der Muskeln nur einen verhältnissmässig sehr geringen Zeitraum in Anspruch. Nach Rosenthal nimmt die Reflexzeit mit zunehmender Stärke der sensibeln Reizung ab. Nach den Versuchen von Wundt, in welchen eine schwache Strychninvergiftung angewendet wurde, ist die Reflexzeit etwas grösser, wenn der Reflex auf der der gereizten entgegengesetzten Seite erfolgt, als wenn er auf der gleichen Seite stattfindet. Die Querleitung der Reflexerregung im Rückenmark nimmt also eine merkliche Zeit in Anspruch. Die Ausbreitung des Reflexes in der Längsrichtung des Rückenmarkes soll nach den Versuchen von Wundt schneller stattfinden als die Querleitung.

Tonus der Muskeln. — Joh. Müller und Henle nahmen an, dass die Muskeln während des Lebens sich in einer beständigen schwachen Contraktion befänden, welche sie den Tonus der Muskeln nannten. Durch diesen erklärte man, dass bei Lähmungen auch in der Ruhe die Haltung der Gliedmaassen eine andere ist als im normalen Zustande. Bei der Lähmung des Nerv. facialis einer Seite werden die Weichtheile des Gesichtes nach der gesunden Seite hin verzerrt; man erklärte dies daraus, dass wenn die Muskeln der gelähmten Seite ihren Tonus verloren haben, der Tonus der Antagonisten überwiege. Auch im Schlafe ist die Haltung der Gliedmaassen eine andere als beim Cadaver, obgleich willkürliche Contraktionen nicht stattfinden. Man nahm daher an, dass im Gehirn und Rückenmark eine automatische Erregung stattfinde, welche einen Muskeltonus erzeuge. Spätere Untersuchungen haben aber gezeigt, dass ein Muskeltonus in diesem Sinne nicht existirt.

Heidenhain wies nach, dass das Rückenmark des Frosches nicht eine beständige tonische Contraktion aller Muskel verursache. Der M. gastrocnemius, mit einem Myographionhebel verbunden, behielt bei einem Thiere, dessen Gehirn vom Rückenmark abgetrennt war, nach Durchschneidung des N. ischiad. dieselbe Länge wie vorher. Hermann bestätigte diesen Versuch, indem er den Nerven, statt ihn zu durchschneiden, mit Ammoniak tödtete, damit keine Zuckung auftrat, welche das Resultat beeinträchtigen konnte. Er erklärte die Verzerrung der Weichtheile des Gesichtes bei einseitiger Facialislähmung daraus, dass wenn die gesunden Muskeln sich einmal willkürlich zusammengezogen haben, durch die gelähmten Muskeln das Gleichgewicht nicht wieder hergestellt werden kann. Dagegen ist von Brondgeest nachgewiesen worden, dass eine reflectorische tonische Erregung gewisser Muskelgruppen unter bestimmten Bedingungen stattfindet. Brondgeest beobachtete an Fröschen mit abgetrenntem Gehirn, welche senkrecht an einem Faden aufgehängt wurden, die Haltung der unteren Extremitäten. Dieselben hängen, der Schwere folgend, senkrecht herab. Sobald man nun auf einer Seite den Plex. sacralis im Becken durchschnitten hat, so hängt diese Extremität deutlich schlaffer und tiefer herab als die andere, woraus hervorgeht, dass die Beugemuskeln der letzteren für Schenkel und Fuss sich in einem schwachen tonischen Contraktionszustande befinden. Brondgeest hat nachgewiesen, dass dieser Tonus der Beuger ein reflectorischer ist; denn er hört auch auf, wenn man statt der Nervenstämme nur die hinteren Rückenmarkwurzeln derselben durchschnitten hat. Wäre dieser Tonus ein automatischer, so müsste er unter Vermittelung der vorderen Wurzeln allein fortbestehen. Es erklärt sich dieser Reflex daraus, dass durch die Einwirkung der Schwere und Spannung auf die Weichtheile und die Haut der Extremität eine beständige sensible Erregung hervorgerufen wird, welche reflectorisch eine leichte tonische Zusammenziehung der Beugemuskeln zur Folge hat. Nimmt die Stärke dieser Reizung durch Einwirkung mechanischer oder anderer Hautreize plötzlich zu, so erfolgt eine Hebung der Extremität, wobei ebenfalls die Beuger in reflectorische Thätigkeit gerathen.

Es ist daher möglich, dass ein solcher Reflextonus einzelner Muskeln und Muskelgruppen während des Lebens unter verschieden-

artigen Bedingungen auftritt, welche von der Art der einwirkenden äusseren Reize abhängen. Es wirken während des Lebens auf die äussere Haut und alle empfindlichen Organe beständig Reize ein, welche von Druck und Zug herrühren und bei verschiedenen Lagen der Körpertheile mannigfach wechseln. Die sensibeln Nerven der Muskeln und Sehnen sollen nach Versuchen von Tschiriew durch Dehnung der Muskeln gereizt werden und einen merkbaren Reflextonus bewirken. Er giebt an, dass die belasteten Muskeln lebender Thiere sich nach Durchschneidung der Nerven etwas dehnen. Die Versuche wurden am M. quadriceps und N. cruralis von Kaninchen angestellt.

Besondere Centra. — Das Rückenmark enthält auch eine Anzahl von Centren besonderer Funktion. Diese Centra werden vornehmlich reflectorisch in Thätigkeit versetzt. Zu diesen gehören: 1. Das Centrum für die Harnentleerung. Der Sphincter vesicae soll von diesem Centrum aus in tonische Erregung versetzt werden (s. S. 256). Dagegen wird der Detrusor urinae reflectorisch in Contraktion versetzt, sobald der Druck in der Blase eine gewisse Höhe erreicht hat. Das Centrum für diese Thätigkeit liegt im Mark am 5.—7. Lendenwirbel. Goltz hat an Hunden beobachtet, dass nach Durchschneidung des Rückenmarkes am letzten Brustwirbel die periodische Entleerung der Harnblase noch eintritt; nach Zerstörung des Lendenmarkes träufelt dagegen der Harn beständig ab. In diesem Abschnitt des Lendenmarkes liegt 2. das Centrum für die Erection des Penis und die Ejaculation des Samens. Goltz beobachtete an den so operirten Hunden, dass auf reflectorische Erregung diese Vorgänge noch zu Stande kamen, aber nicht mehr nach Zerstörung des Lendenmarkes. Es enthält das Lendenmark 3. ein Centrum für den Geburtsact; denn an einer Hündin erfolgte auch nach Abtrennung des Lendenmarkes Conception und Geburt von normalen Jungen (Goltz). Es befindet sich im Lendenmark 4. ein Centrum für den aus glatten Fasern bestehenden Sphincter ani internus und den aus quergestreiften bestehenden Sphincter ani externus. Beide Muskeln werden durch den mechanischen Reiz des Kothes in reflectorische Contraktion versetzt. Nach der Abtrennung des Lendenmarkes bewirkt Einführung des Fingers in den Anus rhythmische Zusammenziehungen des Sphincter ani externus (Goltz).

In dem Rückenmark befinden sich wahrscheinlich auch Centra für Gefässnerven (s. S. 109). Es sind schliesslich auch Centra für die Schweisssecretion im Rückenmark nachgewiesen (s. S. 258).

b) Das Rückenmark als Leitungsorgan.

Das Rückenmark hat neben seinen centralen Funktionen die Aufgabe, Erregungen vom Gehirn zu den Nerven und von diesen zum Gehirn hin zu leiten. Es enthält motorische Bahnen, welche in absteigender Richtung, und sensible Bahnen, welche in aufsteigender Richtung leiten. Ausser den Leitungsbahnen zum Gehirn enthält das Rückenmark auch Bahnen, welche die einzelnen Abschnitte desselben in Verbindung setzen.

Anatomische Untersuchungsmethode. — Die Leitungsbahnen des Rückenmarks befinden sich vornehmlich in den weissen Strängen

desselben, in den Vorder-, Seiten- und Hintersträngen, welche abgesehen von den durchtretenden Wurzeln, aus longitudinal verlaufenden markhaltigen Nervenfasern bestehen.

Der Verlauf der Leitungsbahnen im Rückenmark ist anatomisch nach zwei Methoden untersucht worden, erstens embryologisch und zweitens mit Hilfe der Degenerationen nach Durchschneidungen des Markes. Die erste Methode rührt von Flechsig her. Derselbe fand, dass die Leitungsbahnen in der weissen Substanz des Rückenmarks sich zu verschiedenen Zeiten entwickeln, und dass die ihnen angehörigen Nervenfasern sich zu verschiedenen Zeiten mit einer Markscheide umgeben. Auf diese Weise gelingt es, den Verlauf der einzelnen Bahnen beim Embryo während der Entwicklung zu verfolgen. Die zweite Methode besteht darin, dass man nach pathologischen Affektionen des Gehirns oder Rückenmarks beim Menschen oder nach bestimmten Verletzungen dieser Organe an Thieren den Verlauf der degenerirten Nervenbahnen verfolgt (Türck, Schieferdecker).

Nach den Untersuchungen von Flechsig kann man in den Strängen des Rückenmarks folgende Faserzüge unterscheiden:

Fig. 138 A zeigt einen Querschnitt des Rückenmarks in der Höhe des III. Cervicalnerven. Die Vorderstränge bestehen aus den Pyramidenvorderstrangbahnen (*PB*), welche eine schmale mediale Zone bilden, und den Vorderstranggrundbündeln (*VG*). Die Seitenstränge enthalten die Pyramidenseitenstrangbahnen (*PBs*), welche den mittleren bis hinteren Abschnitt derselben einnehmen, die vordere und seitliche gemischte Seitenstrangzone (*Sv, Sl*), welche die vorderen und inneren Partien des Seitenstranges umfassen, und aus den

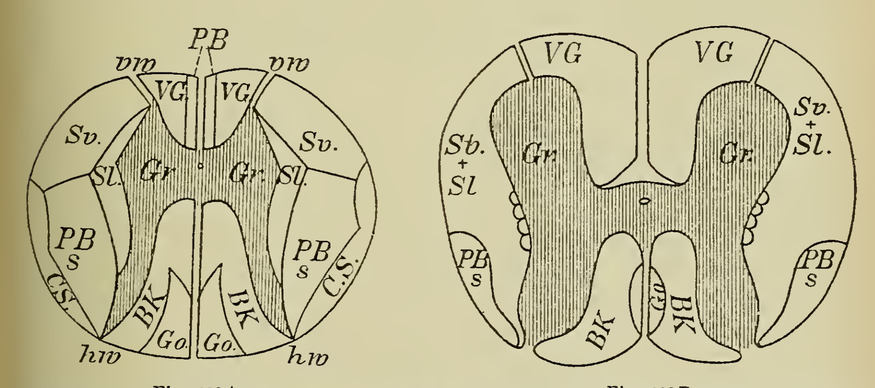


Fig. 138 A. Fig. 138 B.

Leitungsbahnen im Rückenmark nach Flechsig: *PB* Pyramidenvorderstrangbahnen, *VG* Vorderstranggrundbündel, *PBs* Pyramidenseitenstrangbahnen, *Sv* + *Sl* vordere und seitliche gemischte Seitenstrangzone, *CS* Kleinhirnseitenstrangbahnen, *Go* Goll'sche Stränge, *BK* Burdach'sche Keilstränge, *vw* vordere Wurzeln, *hw* hintere Wurzeln.

Kleinhirnseitenstrangbahnen (*CS*), welche als schmale halbmondförmige Zonen am äusseren Rande der Seitenstränge liegen. Die Hinterstränge sind aus den Goll'schen Strängen (*Go*), welche medial liegen, und den Burdach'schen Keilsträngen (*BK*) zusammengesetzt, welche die übrigen Partien einnehmen.

Von diesen Faserzügen sind folgende als directe Verbindungen

mit dem Gehirn erkannt: 1. Die Pyramidenbahnen, sowohl diejenigen des Vorder- wie des Seitenstranges. 2. die Goll'schen Stränge, 3. die Kleinhirnseitenstrangbahnen. Diese Faserzüge nehmen in der Richtung von unten nach oben hin continuirlich an Dicke zu, während dies für die anderen Abschnitte der weissen Substanz nicht der Fall ist. Daraus geht hervor, dass sie Leitungsbahnen von und zum Gehirn bilden, die mit den Wurzeln der Rückenmarksnerven in Verbindung stehen. Die Zahl ihrer Fasern muss daher nach dem Gehirn zu grösser werden. In der Gegend des IV. Lumbalnerven ist, wie Fig. 138 B zeigt, der Querschnitt dieser Bahnen viel geringer als im Cervicalmark: die Pyramidenvorderstrangbahnen sind dort ganz geschwunden, die Pyramidenseitenstrangbahnen sind auf einen kleinen schmalen Bezirk reducirt, ebenso die Goll'schen Stränge, während die Kleinhirnseitenstrangbahnen ebenfalls geschwunden sind.

Zu demselben Resultate führen die Beobachtungen über Degeneration der Stränge des Rückenmarks. Man unterscheidet eine absteigende und aufsteigende Degeneration, erstere in der Richtung nach unten, letztere in der Richtung nach oben von der verletzten oder erkrankten Stelle aus. Die Pyramidenbahnen degeneriren in absteigender Richtung, ihr trophisches Centrum befindet sich im Gehirn; es geht daraus hervor, dass sie centrifugal leiten, also motorischer Natur sind, was sich durch die physiologische Beobachtung bestätigt. Die Goll'schen Stränge und ebenso die Kleinhirnseitenstrangbahnen degeneriren in aufsteigender Richtung nach dem Gehirn hin, während ihre unteren Abschnitte normal bleiben. Daraus folgt, dass sie centripetalwärts leiten, also sensible Faserzüge enthalten. Das trophische Centrum der Goll'schen Stränge befindet sich in dem Spinalganglion. Nach Zerstörung der hinteren Wurzeln erfolgt eine aufsteigende Degeneration in den Goll'schen Strängen und den Hintersträngen überhaupt (Türck). Diese hat man die „aufsteigende secundäre Degeneration" genannt.

Die Kleinhirnseitenstrangbahnen beziehen ihre Fasern aus einem Kern von Ganglienzellen, den Clarke'schen Säulen, welche an der Innenseite der Hinterhörner liegen. Von diesen ziehen die Axencylinderfortsätze quer durch die graue Substanz und die Seitenstränge hindurch nach den Kleinhirnseitenstrangbahnen. Zu den Zellen der Clarke'schen Säulen begeben sich Fasern aus den hinteren Wurzeln und endigen daselbst in Endbäumchen. Die Zellen der Clarke'schen Säulen bilden mit den aus ihnen entspringenden Fasern, welche durch die Kleinhirnseitenstrangbahnen und die Corpor. restiform. des verlängerten Markes zum Kleinhirn ziehen, ein selbstständiges Neuron zweiter Ordnung. Nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln degenerirt daher die Kleinhirnseitenstrangbahn nicht, während die Fasern der Hinterstränge degeneriren. Dagegen degeneriren die Kleinhirnseitenstrangbahnen aufsteigend nach Zerstörung oder Erkrankungen in der hinteren Rückenmarkshälfte.

Die übrigen Faserbahnen der weissen Stränge sind, wie man annehmen muss, gemischter Natur. Sie sind zum Theil aus Fasern zusammengesetzt, welche die in verschiedenem Niveau gelegenen Rückenmarkscentren mit einander und mit dem verlängerten Marke verbinden. Die einen von ihnen haben ihre Ursprungszelle in einem unteren Ab-

schnitt des Rückenmarksgraus und ziehen nach oben hin, um in einem höher gelegenen Niveau zu endigen, andere ziehen in der umgekehrten Richtung. Nach Verletzungen zeigen sie daher keine ausgesprochenen auf- oder absteigenden Degenerationen.

Physiologische Untersuchungsmethode. — Die physiologische Untersuchung der Leitungsbahnen im Rückenmark ist mit Hilfe von Vivisektionen an Thieren von van Deen, Stilling, Longet, Magendie, Schiff, Brown-Séquard und von Ludwig und seinen Schülern Woroschiloff, Dittmar und Anderen vorgenommen worden. Diese Methode besteht darin, dass man einen Theil des Markes durchschneidet und die nachfolgenden Störungen der Motilität und Sensibilität an den unterhalb des Schnittes gelegenen Körpertheilen beobachtet. Die durch Vivisektion gewonnenen Resultate werden durch pathologische Beobachtungen vielfach ergänzt. Die Methode der Vivisektion am Rückenmark und Gehirn muss in Anbetracht des complicirten Baues dieser Organe als eine sehr unvollkommene und rohe bezeichnet werden. Immerhin kann sie doch zu werthvollen Resultaten führen, besonders wenn sie mit der anatomischen Untersuchung Hand in Hand geht. Die pathologischen Affektionen — gleichsam Versuche, welche die Natur selbst anstellt — lassen nicht immer eindeutige Schlüsse zu. In neuerer Zeit hat Ludwig die Untersuchungsmethode dadurch verbessert, dass nicht wie früher der Schnitt mit freier Hand, sondern mit Hilfe einer Schneidevorrichtung geführt wird. Dieselbe besteht aus zwei Klemmen, die mit den Wirbeln des Thieres fest verbunden werden, und aus einigen Schutzmessern, welche sich in einer Führung des Instrumentes bewegen, so dass sie in verschiedenen Richtungen in das Mark eingesenkt werden können. Das Mark kann in abgegrenzten Theilen auf oder zwischen diesen Schutzmessern durch ein mit der Hand geführtes Messerchen durchtrennt werden.

Motorische Leitung. — Wenn nach Durchschneidung eines Abschnittes des Rückenmarks die willkürliche Bewegung in den unterhalb gelegenen Körpertheilen schwindet, so kann man daraus schliessen, dass er die Bahnen für motorische Erregungen enthält. Um Bewegungen hervorzurufen, muss man die Reize auf die vordere Körperhälfte einwirken lassen. Reizt man die untere Körperhälfte, so können die erfolgenden Reaktionen in diesem Körpertheile auch Reflexe sein, welche von dem Rückenmark unterhalb der operirten Stelle ausgehen.

Man hat, indem man von dem Bell'schen Lehrsatze ausging, a priori vermuthet, dass die vordere Hälfte des Rückenmarks der motorischen Leitung diene. Diese Ansicht schien sich durch die früheren Versuche zu bestätigen. Durchschneidet man beim Frosch das Rückenmark in mittlerer Höhe von hinten nach vorn, so bleiben die willkürlichen Bewegungen ziemlich gut erhalten, wenn man alle Abschnitte bis auf die Vorderstränge durchschnitten hat (van Deen, Stilling, Volkmann). Dagegen treten bei Säugethieren erhebliche motorische Lähmungen auf, wenn man das Rückenmark von hinten nach vorn bis zum Centralcanal und darüber hinaus durchschneidet. Die Lähmung wird um so vollständiger, je weiter der Schnitt nach vorn reicht (Schiff).

Nach unseren jetzigen Kenntnissen über den Faserverlauf in den

weissen Strängen haben wir die Bahnen für die willkürliche Bewegung in die Pyramidenvorder- und die Pyramidenseitenstrangbahnen zu verlegen. Die Seitenstränge nehmen also bei Säugethieren und Menschen an der Leitung der motorischen Impulse in hohem Grade Antheil. Die Resultate der Durchschneidungsversuche werden aber verschieden ausfallen müssen, je nach der Menge der motorischen Fasermassen, welche an der operirten Stelle in den Vordersträngen und in den Seitensträngen enthalten ist. Die späteren Durchschneidungsversuche von Ludwig und Woroschiloff, welche an Kaninchen in der Höhe des zwölften Brustwirbels angestellt sind, haben gezeigt, dass bei diesen Thieren die motorischen Bahnen in diesem Niveau des Markes ausschliesslich in den Seitensträngen liegen. Ist (Fig. 139) das Mark auf der rechten Seite (*r*) von der Linie *a a* nach Aussen hin durchschnitten, so ist die willkürliche Bewegung der rechten hinteren Extremität aufgehoben. Ebenso verhält sich die linke Seite (*l*). Ist dagegen das Rückenmark zwischen den Linien *a a* und *b b* mit Erhaltung der seitlichen Abschnitte durchtrennt, so ist die willkürliche Bewegung der hinteren Extremitäten ungestört erhalten. Die motorischen Fasern der Pyramidenseitenstrangbahnen liegen daher beim Kaninchen in dem untersuchten Niveau in einem mittleren Abschnitt der Seitenstränge (*e*); denn nach Durchschneidung dieses Theiles stellt sich Lähmung der hinteren Extremität ein. Nach der Durchschneidung auf einer Seite konnten am eben getödteten Thiere durch Reizung der oberen Rückenmarkshälfte an Calam. scriptor. ungeordnete Bewegungen auch auf der operirten Seite hervorgerufen werden, aber nicht mehr, wenn beide Seitenstränge durchschnitten waren. In den Vordersträngen liegen also am zwölften Rückenwirbel beim Kaninchen keine motorischen Bahnen mehr. Die Fasern für die willkürlichen Impulse bleiben in den Seitensträngen auf derselben Seite; für tetanische ungeordnete Bewegungen scheinen auch Fasern von einer Seite auf die andere überzutreten.

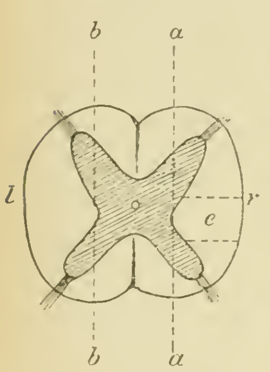


Fig. 139. Partielle Rückenmarksdurchschneidung.

An höheren Stellen des Markes und bei verschiedenen Thieren werden die Erfolge der Durchschneidungen von einander abweichende Resultate haben. Die motorischen Fasern der Pyramidenvorderstrangbahnen nehmen schon in der oberen Hälfte des Markes schnell an Masse ab; sie erleiden eine Kreuzung in der vorderen weissen Commissur, welche die Fortsetzung der Pyramidenkreuzung (s. S. 511) bildet. Aus diesem Verhalten und aus der verschiedenartigen Lage der Pyramidenseitenstrangbahnen erklären sich wohl zur Genüge die sich zum Theil widersprechenden Resultate der älteren Versuche. Bei einer halbseitigen Durchschneidung des Rückenmarks erhält man vornehmlich eine Lähmung der willkürlichen Bewegung auf der operirten Seite. Ist die Durchschneidung in den höheren Abschnitten vorgenommen, z. B. in dem Halsmark, so werden auch Lähmungen an der entgegengesetzten Seite als Folge der Durchtrennung der Pyramidenvorderstrangbahnen zu erwarten sein. Im Uebrigen ist vermuthlich

die Vertheilung der Faserbahnen bei verschiedenen Thieren (Kaninchen, Hund, Katze) nicht gleich. Beim Frosch scheinen die motorischen Bahnen in den Vordersträngen oder dem vorderen Abschnitt der Seitenstränge zu liegen.

Nach den älteren Untersuchungen von Schiff an Hunden und Katzen soll die Leitung der motorischen Impulse ausser durch die weissen Stränge auch durch die graue Substanz hindurch stattfinden. Er stellte die Behauptung auf, dass, wenn das Mark an einer Stelle von vorn nach hinten und an einer zweiten Stelle von hinten nach vorn bis über den Centralcanal durchschnitten ist, noch eine motorische Leitung, aber in geschwächtem Grade, vorhanden sei. Auch wenn die Durchschneidung an einer Stelle von rechts nach links und an einer anderen von links nach rechts stattgefunden hat, soll die motorische Leitung nach den Versuchen von Schiff noch in geschwächtem Grade fortbestehen. Sie soll überhaupt so lange vorhanden sein, als die beiden Abschnitte des Marks noch durch eine kleine Brücke grauer Substanz zusammenhängen. Diese Beobachtungen sind mit unseren jetzigen Kenntnissen über den Verlauf der motorischen Bahnen in den Seiten- und Vordersträngen nicht gut zu vereinigen und bedürfen daher der Wiederholung. Eine Fortleitung motorischer Impulse durch die graue Substanz in gewissen Abschnitten des Marks erscheint indess nicht ganz ausgeschlossen, wenn man ein zusammenhängendes leitendes Fasernetz in derselben voraussetzt; doch dürften auf diesem Wege willkürliche Impulse nicht isolirt geleitet werden können.

Die Hinterstränge nehmen an der motorischen Leitung keinen Antheil, nach der Durchschneidung derselben ist die Bewegung nicht gestört, soweit nicht der Wegfall der Sensibilität dabei in Betracht kommt.

Die sensible Leitung. — Nach Durchschneidungen am Marke prüft man die sensible Leitung, indem man die Körpertheile unterhalb der operirten Stelle reizt. Erfolgt hierauf eine Bewegung in den oberen Körpertheilen, so hat eine sensible Leitung durch die verletzte Stelle hindurch stattgefunden. Eine Bewegung in den unteren Körpertheilen hingegen kann durch einen Reflex des unteren Rückenmarksabschnittes zu Stande kommen und ist daher kein Beweis für eine sensible Leitung durch die verletzte Stelle des Markes.

Nach den älteren Versuchen von Longet, Schiff u. A. bleibt die sensible Leitung bestehen, wenn man die vorderen Abschnitte des Rückenmarks durchtrennt hat, wird aber erheblich gestört nach der Durchschneidung der hinteren Rückenmarkshälfte.

Hat man alle Stränge des Markes und die graue Substanz mit Ausnahme der weissen Hinterstränge durchschnitten, so ist nach Versuchen von Schiff an Katzen die Schmerzempfindung in den unteren Körpertheilen aufgehoben; dagegen ist die Tastempfindung in denselben erhalten. Sind die Hinterstränge allein durchschnitten, so ist die Tastempfindung aufgehoben, dagegen besteht die Schmerzempfindung fort. Auch aus pathologischen Beobachtungen folgt, dass die Tastempfindungen durch die Hinterstränge geleitet werden; denn bei Degenerationen der Hinterstränge in gewissen Formen der Rückenmarkserkrankungen (Tabes dorsalis), ist die Tastempfindung der unteren Extremitäten erloschen, während Schmerzempfindung und Bewegung erhalten sein kann. Die

Coordination der Bewegungen ist indessen beeinträchtigt, weil die Regulirung derselben durch das Gefühl fehlt (Ataxie).

Die sensiblen Fasern treten mit den hinteren Wurzeln in das Rückenmark ein, gehen aber nicht in die graue Substanz der Hinterhörner, sondern wenden sich direct in die Hinterstränge und steigen in diesen in longitudinaler Richtung weiter zum Gehirn auf. Sie treten zunächst in die Burdach'schen Stränge und höher oben aus diesen in die Goll'schen Stränge ein. Während ihres Verlaufs nach oben rücken sie in den Strängen immer weiter medialwärts, so dass in den höheren Niveaus des Markes die sensiblen Fasern der unteren Extremitäten sich in der Nähe der Fissura posterior befinden. Von den sensiblen Fasern treten zahlreiche Collateralen in die graue Substanz ein (s. Fig. 140).

Für die Wahrnehmung und Lokalisation der Tastempfindungen ist eine möglichst isolirte Leitung nach dem Gehirn hin erforderlich. Eine solche Leitung ist, wie man sieht, dadurch gegeben, dass sich die Tastnervenfasern ununterbrochen aus den sensibeln Wurzeln durch die Hinterstränge des Markes bis zum Gehirn hin fortsetzen. Es sammeln sich die Tastnerven des Rumpfes vornehmlich in den Goll-schen Strängen, welche daher auch von unten nach oben hin continuirlich dicker werden. Die Fasern dieser Nerven stehen in der Haut mit Sinnesapparaten in Verbindung und dienen zur Erzeugung der Ortsempfindung, der Druckempfindung und der Temperaturempfindung der Haut (s. 12. Cap. A.).

Eine Empfindung anderer Art ist die Schmerzempfindung. Physiologische und pathologische Erfahrungen sprechen dafür, dass dieselbe durch andere Nervenfasern geleitet wird als die Sinneserregung der Haut; denn auch andere innere Organe, welche keine Sinnesempfindung haben, besitzen Schmerzempfindlichkeit. Die Schmerzempfindung kann aber, wie die Erfahrung lehrt, niemals so scharf lokalisirt werden, wie die Tastempfindung. Es findet namentlich bei heftigen Schmerzen eine starke Irradiation der Empfindung über weite Gebiete der Umgebung statt. Daraus folgt, dass eine Isolirung für die Leitung der Schmerzempfindung in den Centren nicht in dem Grade besteht, wie für die Tastempfindung.

Nach den älteren Versuchen von Schiff soll die Leitung für die Schmerzempfindung vornehmlich in der grauen Substanz des Markes vor sich gehen. Er giebt an, dass nach Durchschneidung aller weissen Stränge noch Schmerzempfindung durch die graue Substanz geleitet werde, und dass sogar jede kleine Brücke grauer Substanz die Fähigkeit habe, sensible Erregungen von jedem Punkte des Körpers her fortzuleiten; doch soll sich die Zeit der Leitung um so mehr vergrössern, je kleiner der stehen gebliebene Rest grauer Masse ist. Solche Zustände einer verlangsamten Schmerzempfindung sind am Menschen bei Rückenmarkserkrankungen zuweilen beobachtet worden. Sticht man bei diesen Patienten mit einer Nadel in das Bein, so geben sie die Empfindung erst nach mehreren Secunden zu erkennen. Nimmt man an, dass die Leitung durch ein Fasernetz der grauen Substanz hindurchgeht, so könnte man sich die Verlangsamung aus einer Zunahme des Widerstands nach der Durchtrennung von Leitungsbahnen erklären. Auch beobachtet man Zustände, in denen die Schmerzempfindung

aufgehoben ist, während die Tastempfindung fortbesteht, eine sog. Analgesie. Dieser Zustand soll auch beim Erwachen aus der Chloroformnarkose auftreten, wobei zwar Berührungen, aber noch keine Schmerzen empfunden werden. Diese Beobachtungen sprechen dafür, dass die Fasern für die Tastempfindungen einen anderen Verlauf haben als diejenigen für die Schmerzempfindung. Nach den oben erwähnten Versuchen von Schiff kann man eine Analgesie bei Thieren hervorrufen, wenn man das Rückenmark bis auf die Hinterstränge durchtrennt.

Aus den angeführten Thatsachen folgt, dass die Tastempfindung durch die Hinterstränge, die Schmerzempfindung durch die graue Substanz geleitet wird.

Mit diesem Resultate stimmen aber die Versuche von Ludwig und Woroschiloff nicht ganz überein. Sie fanden, dass beim Kaninchen eine Durchschneidung am zwölften Rückenwirbel auf einer Seite von der Linie *aa* oder *bb* nach Aussen hin (Fig. 139) die Empfindung in der unteren Extremität derselben Seite vollständig aufhebt. Dagegen hat eine Durchschneidung des ganzen mittleren Abschnittes des Markes zwischen den Linien *aa* und *bb* keine sensible Lähmung, ebensowenig wie eine motorische zur Folge. Es würde hieraus hervorgehen, dass bei den Kaninchen in dem genannten Niveau des Markes alle motorischen wie auch sensiblen Bahnen hauptsächlich durch die Seitenstränge hindurchgehen. Was aber den Verlauf der Tastnerven anbetrifft, so lassen die Versuche von Woroschiloff hierüber keine Schlüsse zu, da Kaninchen für Beobachtungen über Tastempfindung viel zu stumpfsinnig sind. Die Leitung für das Tastgefühl konnte auch nach Durchschneidung der Seitenstränge noch vorhanden gewesen sein. Man dürfte aus den Versuchen nur schliessen, dass die Schmerzempfindung in diesem Rückenmarksniveau nicht durch die graue Substanz, sondern durch die Seitenstränge geleitet wird. Es ist daher möglich, dass die Bahn für die Schmerzempfindung nach Eintritt der sensiblen Fasern in das Markgrau nur eine Strecke weit in derselben verbleibt und dann durch Fasern in die Seitenstränge übergeht.

Es ist ferner festgestellt worden, dass im Rückenmark eine ausgiebige Kreuzung sensibler Bahnen stattfindet. Brown-Séquard hat dies aus einer Anzahl pathologischer Beobachtungen am Menschen geschlossen und durch Versuche an Thieren bestätigt gefunden. Durchschneidet man das Rückenmark in höheren Regionen, in der Höhe der unteren Hals- oder oberen Rückenwirbel, halbseitig, so findet man eine Anästhesie hauptsächlich in der unteren Extremität der entgegengesetzten Seite vor, während sich die motorische Lähmung besonders auf die untere Extremität derselben Seite erstreckt. Dem widersprechen die Versuche von Woroschiloff nicht, da sie nur den unteren Theil des Markes betreffen, wo die Kreuzung der sensibeln Bahnen noch nicht eingetreten ist. Aus späteren Versuchen von Ludwig, Miescher und Nawrocki ergab sich, dass nach dem Eintritt der hinteren Wurzeln des Plex. sacral. und lumbal. in das Mark die sensibeln Fasern an wenig höher gelegenen Stellen in die weissen Seitenstränge der entgegengesetzten Seite eintreten.

Die Kreuzung der sensibeln Fasern kann im Marke in der hinteren grauen Commissur oder innerhalb der grauen Substanz erfolgen. Ueberall sieht man hier Fasern von der einen Seite auf die andere

übertreten. Ob sich diese Kreuzung sensibler Bahnen im Mark nur auf die Leitung für die Schmerzempfindung beschränkt, oder sich auch auf die Tastempfindung erstreckt, lässt sich aus den bisherigen Ergebnissen nicht schliessen. Das Letztere ist nach den Kenntnissen über den directen Uebergang der hinteren Wurzelfasern in die Hinterstränge derselben Seite nicht sehr wahrscheinlich. Die Kreuzung der Tastnervenfasern erfolgt wahrscheinlich erst höher oben im verlängerten Mark.

Eine besondere Funktion kommt den Kleinhirnseitenstrangbahnen zu. Sie enthalten offenbar sensible Bahnen, da sie nach Verletzungen aufsteigend degeneriren. Die sensible Leitung geschieht von den hinteren Wurzelfasern zu den Zellen der Clarke'schen Säulen und von diesen durch Züge von Querfasern in die Kleinhirnseitenstrangbahnen hinein, welche durch die Corpora restiformia der Med. obl. in das Kleinhirn hineinführen. Aus pathologischen Beobachtungen hat man namentlich gefolgert, dass diese Bahnen die sensibeln Fasern der Muskeln enthalten, welche zur Vermittlung des Muskelgefühls dienen. Unter Muskelgefühl versteht man diejenige Empfindung, welche uns von der Stärke der Muskelzusammenziehung, resp. der Spannung des Muskels Kenntniss giebt. Vermittels des Muskelgefühls sind wir daher im Stande, die Grösse und Kraft der willkürlichen Bewegungen gehörig abzumessen und zu reguliren.

Bei Erkrankungen des Rückenmarks, welche die Seitenstränge betreffen, hat man einen Mangel des Muskelgefühls beobachtet und Degeneration der Kleinhirnseitenstrangbahnen vorgefunden. Diese Bahnen kreuzen sich im Rückenmark nicht. Bei Verletzungen oder Erkrankungen einer Rückenmarkshälfte in der Hals- und oberen Brustgegend bleibt daher das Muskelgefühl mit der Motilität der anderen Seite erhalten, während die Sensibilität derselben beeinträchtigt ist (Brown-Séquard).

Eine sehr merkwürdige Erscheinung, welche nach Verletzung einer Rückenmarkshälfte oder auch nur der Seiten- und Hinterstränge derselben auftritt, ist die Hyperästhesie. Dieselbe besteht darin, dass auf der verletzten Seite schwache Reize unterhalb der lädirten Stelle heftige Schmerzreaktionen hervorbringen, und zwar auch in den oberen Körpertheilen, woraus hervorgeht, dass die Leitung der Schmerzempfindung bis zum Gehirn hin stattfindet. Nach den Versuchen von Schiff tritt sie ziemlich schnell nach der Operation ein, wächst allmählig innerhalb weniger Tage und kann nach längerer Zeit wieder verschwinden, wenn die Thiere am Leben bleiben.

Man kann die Hyperästhesie als eine Folge der pathologischen Veränderung des Markes an der Schnittstelle ansehen und könnte annehmen, dass durch eine zugeleitete sensible Erregung in diesem Niveau des Markes abnorm starke Reize ausgelöst würden. Es ist ferner daran gedacht worden (Woroschiloff), dass durch die Verletzung gewisse Hemmungsbahnen unterbrochen sind, so dass die Erregungen im Mark eine abnorme Stärke annehmen. Indessen lässt sich dagegen einwenden, dass hierdurch nur Reflexe unterhalb des Schnittes verstärkt werden könnten, aber nicht Schmerzreaktionen in den oberen Körpertheilen. Dass die Verletzung der grauen Substanz bei der Entstehung

der Hyperästhesie eine Rolle spiele, wird von Schiff in Abrede gestellt; doch dürfte wohl bei Durchschneidungen der Hinter- oder Seitenstränge eine Verletzung jener nie ganz zu vermeiden sein. Auch beim Menschen beobachtet man unter pathologischen Bedingungen nicht selten Hyperästhesien einzelner Bezirke der Haut.

Schema der Leitungen. — Um eine Vorstellung von den Leitungsbahnen im Rückenmark zu geben, kann man dieselben nach unseren jetzigen Kenntnissen in folgender Weise schematisch darstellen.

In Fig. 140 sei das Rückenmark mit mehreren Querschnitten, perspektivisch und durchsichtig gedacht, dargestellt. Die Fasern *Pv* und *Ps* sind die der Pyramidenvorder- und Seitenstrangbahnen, welche die motorischen Impulse vom Gehirn leiten. Von diesen longitudinal verlaufenden Fasern treten die Collateralen *cm*, *cm* in die graue Substanz der Vorderhörner zu den dort befindlichen motorischen Ganglienzellen, aus denen die vorderen Wurzelfasern *m* entspringen. Die Collateralen der Fasern *Pv* kreuzen zur anderen Seite hinüber. Die sensiblen Fasern *s* der hinteren Wurzeln treten als longitudinale Bahnen *S* direct in die Hinterstränge ein, und geben in ihrem Verlauf Collateralen *cs* ab, welche in die graue Substanz eintreten, theils mit motorischen Zellen, theils mit Zellen der Clarke'schen Säulen in Beziehung treten und zum Theil auf die andere Seite hinüberziehen. Dazu kommen noch Verbindungen der verschiedenen Niveaus des Markes untereinander durch Fasern in allen Strängen und die Verbindung der Clarkeschen Säulen mit den Kleinhirnseitenstrangbahnen (die in der Figur fehlen).

Fig. 140. Schema der Rückenmarkslähmung.

Reizbarkeit des Markes. — Es ist von van Deen und Schiff behauptet worden, dass die Rückenmarkssubstanzen für die künstlichen Reize nicht erregbar seien, obgleich sie die natürlichen motorischen und sensiblen Impulse leiten. Schiff nannte die motorisch leitende Substanz die „kinesodische“ und die sensibel leitende die „ästhesodische“. Beide Untersucher gingen von der richtigen Beobachtung aus, dass das Rückenmark an Stellen, an denen keine hinteren und vorderen Wurzelfasern hindurchtreten, stark gereizt werden kann, ohne dass heftige Schmerzreaktionen oder Krämpfe auftreten. Die Lehre von Schiff hat sich zwar nicht als haltbar erwiesen, da auch die Fasern der weissen Stränge Reizbarkeit besitzen, indessen reagiren die Rückenmarkssubstanzen

gegen Reizung doch in anderer Art als die peripheren Nerven und Nervenwurzeln. Bei Durchschneidungen oder Zerstörungen des Rückenmarks in den oberen Partien beim Frosch sieht man in den unteren Extremitäten keine tetanischen Krämpfe, sondern geordnete Reaktionsbewegungen auftreten; erst wenn man in die Gegend der Ursprünge des Plexus sacralis gelangt, treten heftige Krämpfe in den unteren Extremitäten auf.

Die geordneten Bewegungen bei der Reizung der oberen Hälfte des Rückenmarks sind von Einigen als die Folge einer Erregung motorischer Leitungsbahnen aufgefasst worden; Andere haben sie aber für Reflexe angesehen, welche durch die Reizung sensibler Wurzelfasern verursacht werden. Um letztere auszuschliessen, haben Fick und Engelken beim Frosch die vordere Markhälfte von der hinteren durch einen Längsschnitt getrennt, isolirt elektrisch gereizt und ebenfalls geordnete Bewegungen in den unteren Extremitäten ausgelöst. Man müsste daher zur Erklärung dieses Vorganges annehmen, dass die tetanische Erregung in den motorischen Fasern der Stränge bei ihrem Durchgang durch die motorischen Ganglienzellen ihren Rhythmus ändert. Jedenfalls sind bei diesem Versuche centrale Elemente in der grauen Substanz in ähnlicher Weise thätig wie bei der Reflexbewegung. Darum ist der Verdacht nicht ganz ausgeschlossen, dass durch die Reizung sensible Fasern erregt werden, die nach unseren jetzigen Kenntnissen weit in die vordere Hälfte des Markes hinein reichen. Sigm. Mayer hatte gefunden, dass, wenn man das Mark des Frosches in der Gegend der Brachialiswurzeln reizt, die Wirkung auf die unteren Extremitäten ausbleibt, sobald man die Nervi brachiales in einen aufsteigenden Anelektrotonus versetzt und dadurch ihre Wurzelfasern unerregbar macht. Dieser Versuch spricht für das Vorhandensein einer Reflexaktion. Hingegen erhält man durch Reizung des Markes beim Säugethiere auch Zusammenziehung der Gefässe vermittels der Erregungen vasomotorischer Nerven. Ferner haben Ludwig und Woroschiloff durch Reizung des Markes in oberen Regionen an eben getödteten Kaninchen tetanische Zuckungen in den unteren Extremitäten hervorgerufen. Auch die Reizerfolge an gewissen Stellen des Gehirns (s. d. Cap. B. 1.) sprechen dafür, dass die centralen motorischen Bahnen an sich reizbar sind.

Die centralen motorischen Fasern scheinen also durch die künstlichen Reize ebenso gut in Erregung versetzt werden zu können, wie die peripheren motorischen Fasern. Die Erfolge der Reizung sind aber desshalb verschieden, weil die Erregung von den centralen Fasern erst vermittels centraler Elemente, der Ganglienzellen, auf die peripheren Fasern übertragen wird. Hier können Widerstände eingeschaltet sein, welche die Erregung in mannigfacher Weise hemmen und modificiren. Es ist ferner denkbar, dass bei einer Reizung centraler Faserbahnen mit den motorischen auch zugleich Hemmungsbahnen erregt würden, welche auf die eingeschalteten centralen Elemente hemmend einwirken könnten.

Dass centrale Elemente, die Centra gewisser Nervengebiete, directe Reizbarkeit besitzen, schliesst man ferner aus ihrer automatischen Thätigkeit und aus den Reizerscheinungen, welche vom Blute aus und durch Gifte hervorgerufen werden können.

B. Die Funktionen des Gehirns.

Anatomischer Bau desselben. — Das Rückenmark geht durch das verlängerte Mark in das Gehirn über. Das Letztere theilt man ein in das Vorderhirn oder Grosshirn, in das Zwischen- und Mittelhirn und in das Hinterhirn oder Kleinhirn.

Der Uebergang des Rückenmarks in das verlängerte Mark erfolgt unter allmähliger Veränderung der Struktur. Der Centralcanal öffnet sich vom Calamus scriptorius zum vierten Ventrikel, der Rautengrube, deren Boden von grauer Substanz ausgekleidet ist. In dieser grauen Masse befinden sich Centra bestimmter Funktion, wie das Athemcentrum, das vasomotorische Centrum und die Centra vieler Hirnnerven. Die graue Masse nimmt auf dem Querschnitt allmählig eine andere Configuration an, die Bildung der Hinterhörner und weiter oben die der Vorderhörner verschwindet allmählig, die grauen Massen dringen in unregelmässiger netzartiger Vertheilung in die Seitenstränge ein und bilden hier die Formatio reticularis. An der vorderen Fläche liegen an der Mittellinie die beiden Pyramiden. In diese treten die Fasern der Pyramidenseiten- und -Vorderstrangbahnen des Rückenmarks ein. In den Pyramiden findet die Kreuzung der motorischen Bahnen des Rückenmarks statt, und zwar der Fasern der Seitenstrangbahnen, während die der Vorderstrangbahnen in den Pyramiden auf derselben Seite verlaufen und erst im Rückenmark die Kreuzung erleiden. In der Mittellinie zwischen den Pyramiden gehen in ihrer vorderen Hälfte die Nervenbündel flechtenartig von einer Seite zur anderen hinüber. Die Kreuzung der Fasern in den Pyramiden ist daher als eine Fortsetzung der in der vorderen weissen Commissur des Markes beginnenden Kreuzung anzusehen.

Die Seitenstränge des verlängerten Markes verdicken sich nach oben zu und bilden Prismen, deren Grundflächen einander zugekehrt sind und die mit den abgestumpften Kanten nach Aussen sehen. In ihrem Innern befinden sich die durcheinander gewachsenen grauen und weissen Massen, welche als Formatio reticularis erscheinen.

Seitlich von den Pyramiden liegen die Oliven, längliche, eiförmige Hervorragungen, in deren Innerem Faltungen und Windungen grauer Massen enthalten sind. Aus den Seitensträngen treten weisse Fasermassen in die Oliven ein.

Hinten wird der vierte Ventrikel durch die Corpora restiformia begrenzt, welche als Fortsetzung eines Theiles der Hinter- und Seitenstränge erscheinen.

An das verlängerte Mark schliessen sich die Abschnitte des Mittelhirns an und bilden mit diesem den sog. Hirnstamm (Fig. 141). Dieser besteht aus dem verlängerten Mark, dem Pons Varolii, den Corpora quadrigemina, den Pedunculi cerebri (Grosshirnschenkel). Durch die letzteren ist der Hirnstamm mit dem Grosshirn verbunden. An die Grosshirnschenkel schliessen sich die grossen Hirnganglien, der Thalamus opticus und das Corpus striatum an, welche an der Basis des Grosshirns liegen und mit ihren Oberflächen in die Seitenventrikel desselben hineinragen. Der Hirnstamm ist ferner mit dem Kleinhirn

verbunden 1. durch die Crura cerebelli ad medull. obl., welche in die Corp. restiform. übergehen, 2. durch die Crura cerebelli ad pontem, 3. durch die Crura cerebelli ad corp. quadrig. Der vierte Ventrikel setzt sich nach oben hin in den Aquaeductus Sylvii fort und geht durch diesen in den dritten Hirnventrikel über. Die graue Masse setzt sich als Höhlengrau durch den Aquaeductus in die Ventrikel fort.

Die Brücke (Pons Varolii) zeigt auf ihrer vorderen Fläche eine grosse Masse von Querfasern, welche z. Th. in die Kleinhirnstiele übergehen. Dahinter ziehen longitudinale Fasermassen aus den Pyramiden in die Grosshirnstiele. Die hintere Fläche der Brücke bildet z. Th. Wandung des vierten Ventrikels.

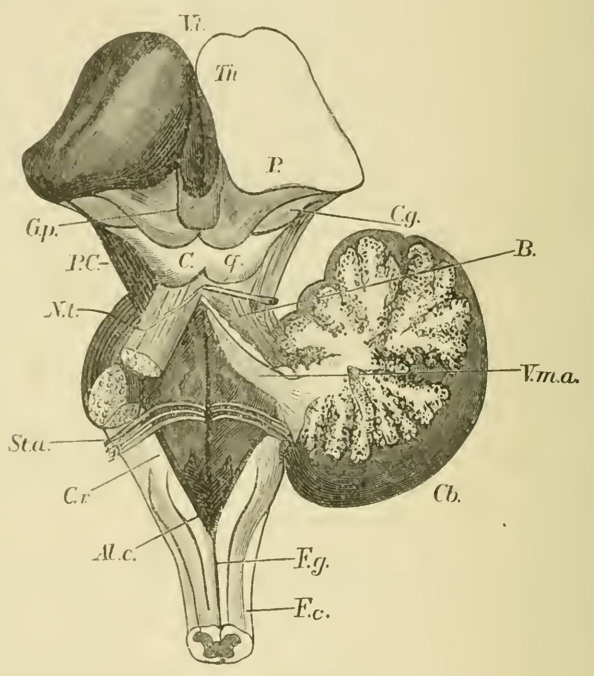


Fig. 141. Der Hirnstamm (nach Edinger):
F.c Funiculi cuneati, *F.g.* Funiculi graciles. *Al.c.* Ala cinerea, *C.r.* Corp. restiform., *St.a.* Striae acustic., *N.t.* Nerv. trochil., *P.C.* Pedunc. cerebr., *C.q.* Corpor. quadrig., *C.g.* Corpor. geniculat., *G.p.* Glandul. pineal., *Th.* Thalamus, *P.* Pulvinar, *V.t.* Ventricul. tert., *Cb.* Cerebellum, *V.m.a.* Velum medull. ant., *B* Bindearm.

Die Vierhügel (Corp. quadrig.) liegen über dem Aquaeductus Sylvii. Ein senkrechter Schnitt durch die vorderen Vierhügel und den Aquaeductus trifft die darunter gelegenen Grosshirnschenkel (Fig. 142). In den letzteren liegt eine halbmondförmige graue Masse, die Substantia nigra. Die weisse Fasermasse unterhalb derselben ist die Basis oder der Fuss des Hirnschenkels, die oberhalb derselben gelegene das Tegmentum, die Haube.

Die Leitungsbahnen bis zum Grosshirn. — Aus pathologischen Erfahrungen am Menschen ist seit langer Zeit bekannt, dass Zerstörungen der einen Gehirnhälfte in der Gegend der grossen Hirnganglien, das Thalamus opticus des Corpus striatum, also zwischen Grosshirnstielen und den Hemisphären, eine Lähmung der Bewegung

und Empfindung auf der entgegengesetzten Körperseite zur Folge hat. Diese Erkrankung, Hemiplegie, wird hauptsächlich durch Blutergüsse in den genannten Theilen des Gehirns (Apoplexie) verursacht. Es geht daraus hervor, dass alle motorischen und sensiblen Leitungsbahnen, welche dem Rückenmark und dem Gehirn angehören, auf ihrem Wege bis in die Grosshirnstiele eine vollständige Kreuzung erfahren.

Die Kreuzung der motorischen Bahnen des Rückenmarks ist bereits in den Pyramiden erfolgt. Hierzu gesellt sich auf dem Wege durch den Pons auch die Kreuzung der motorischen Bahnen für diejenigen motorischen Nerven, welche aus dem verlängerten Mark und dem Mittelhirn entspringen. Von den Kernen der motorischen Gehirnnerven ziehen sich kreuzende Fasern durch die Raphe im verlängerten Mark und dem Pons zu den Grosshirnstielen der anderen Seite. Ebenso tritt auf diesem Wege eine vollkommene Kreuzung der sensiblen Bahnen ein. Schon im Rückenmark hat eine Kreuzung sensibler Fasern begonnen. Diese setzt sich im verlängerten Mark hinter den Pyramiden und im Pons in der Raphe fort. Man nennt dieselbe die Schleifenkreuzung.

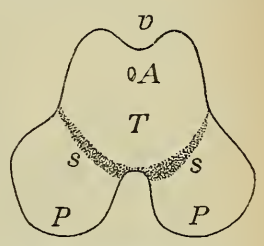


Fig. 142. Querschnitt des Hirnstammes durch die Grosshirnschenkel: *v* Vierhügel, *A* Aquaeductus Sylvii, *ss* Substantia nigra, *P* Peduncul. cerebr., *T* Tegmentum (Haube).

Die motorischen Bahnen sammeln sich in der Basis des Grosshirnschenkels (s. Fig. 142), die sensiblen Bahnen treten durch die Haube desselben in das Grosshirn ein. Der Querschnitt der Grosshirnschenkel enthält daher alle motorischen und sensiblen Nervenbahnen vom Grosshirn zur entgegengesetzten Körperseite mit Ausnahme derer des Nerv. olfactorius und Nerv. opticus. Diese besitzen besondere Leitungsbahnen zum Grosshirn.

Die Kreuzung der motorischen Bahnen geht nach Versuchen von Schiff bei Thieren in der Med. oblong. und dem Pons allmählig von unten nach oben so vor sich, dass über dem Calam. scriptor. die Kreuzung für die motorischen Nerven der Wirbelsäule beginnt, höher oben bis zum Pons die Kreuzung für die motorischen Nerven der unteren und im Pons für die der oberen Extremitäten erfolgt. Daher treten nach halbseitigen Durchschneidungen dieser Theile gekreuzte Lähmungen auf, indem die Nerven, die sich oberhalb des Schnittes gekreuzt haben, auf derselben Seite, diejenigen, welche sich erst unterhalb kreuzen, auf der entgegengesetzten Seite gelähmt werden. Bei tiefer liegenden Schnitten sind die Muskeln auf derselben Seite der Wirbelsäule gelähmt; sie ist daher auf der verletzten Seite convex gekrümmt; bei höher gelegenen Schnitten werden die Muskeln der Wirbelsäule auf der entgegengesetzten Seite gelähmt, und diese wird daher auf der verletzten Seite concav gekrümmt. In Folge dessen bewegen sich die Thiere in einem Kreisbogen. Auch beim Menschen beobachtet man sog. gekreuzte Lähmungen, bei denen der Facialis auf der afficirten Seite, die Extremitäten auf der entgegengesetzten Seite gelähmt sein können. In diesen Fällen hat die Affektion ihren Sitz in der Nähe des Pons und der Med. obl.

1. Das Grosshirn.

Struktur desselben. — Das Grosshirn oder Vorderhirn besteht aus den beiden Hemisphären, welche an ihrer Oberfläche mit einer Schicht grauer Substanz, der grauen Hirnrinde überkleidet sind und in ihrem Innern die weisse Markmasse enthalten, welche aus Zügen von markhaltigen Nervenfasern zusammengesetzt ist. An der Basis der Hemisphären liegen die grossen Hirnganglien, der Thalamus opticus und das Corpus striatum, welche als Zwischenhirn den Uebergang zu

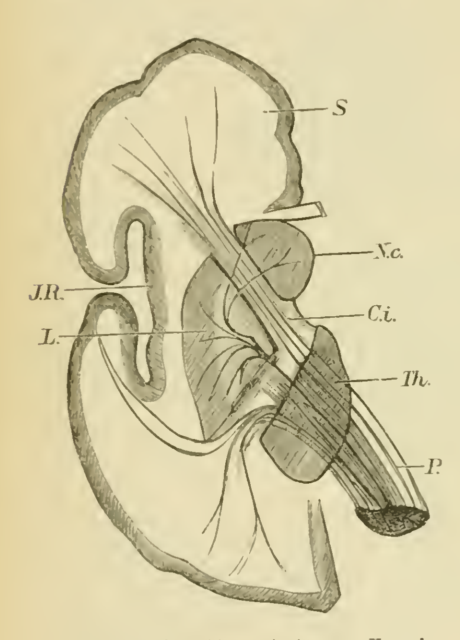


Fig. 143. Grosshirn mit innerer Kapsel: Horizontalschnitt, schräg nach vorn u. oben (nach Wernicke und Edinger): *P.* Hirnschenkel, *Th.* Thalamus, *C. i.* Capsula interna, *N. c* Nucleus candatus, *L.* Linsenkern, *J. R.* Insula Reilii (Thalamus durchsichtig gedacht).

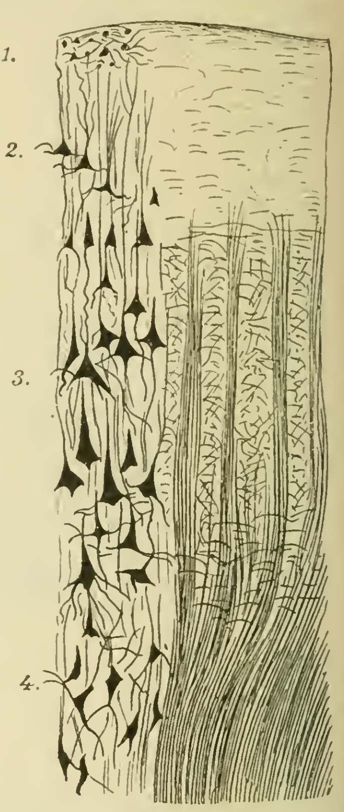


Fig. 144. Grosshirnrinde (nach Edinger), links die Zellen (Golgi'sche Behandlung), rechts die Fasern (Weigert-sche Beh.): *1.* Schicht der Tangentialfasern, *2.* Schicht der kleinen Zellen, *3.* Schicht der grossen Pyramidenzellen, *4.* innere Schicht mit kleineren Zellen.

den Grosshirnschenkeln bilden. Die Markfasern treten z. Th. durch die Massen des Corpus striatum und zwischen ihm und dem Thalamus opticus hindurch zu den Grosshirnschenkeln hin.

Das Corpus striatum zerfällt in den Nucleus caudatus, welcher dem Thalamus opticus anliegt, und in den nach Aussen und unten von ihm liegenden Linsenkern. Der Linsenkern wird von allen Seiten her kapselartig von einer weissen Markmasse eingeschlossen, deren Faserung von der Hirnrinde her nach dem Grosshirnschenkel gerichtet ist. Diese Faserzüge bilden die innere Kapsel. Die beiden Hemisphären sind

durch das Corpus callosum und durch die vordere, mittlere und hintere Commissur mit einander verbunden.

Die graue Hirnrinde enthält in ihrer inneren Schicht grosse pyramidenförmige Ganglienzellen (Fig. 144), welche ihre Spitzen der Oberfläche zuwenden. Sie entsenden von ihrer Basis einen Nervenfortsatz in die weisse Marksubstanz und von ihrer Spitze lange Protoplasmafortsätze, welche mit ihren Dendriten bis in die Oberflächenschicht hineinreichen. Nach Aussen folgen in undeutlich getrennten Schichten kleinere pyramidenförmige Ganglienzellen und Zellen anderer Form. An der Rindenoberfläche befindet sich ein Geflecht feiner Nervenfäden mit tangential verlaufenden Fasern. Aus der weissen Markmasse treten eine grosse Zahl von Nervenfasern senkrecht in die Hirnrinde ein und bilden die Stabkranzfaserung (Corona radiata). Die Stabkranzfasern stammen erstens aus den Nervenfortsätzen der Pyramidenzellen, zweitens bestehen sie aus Fasern, welche durch die Rinde hindurch bis zur Oberfläche laufen und sich hier in dem feinen Nervengeflecht mit ihren Endbäumchen auflösen (Ramon y Cayal).

Die aus den Pyramidenzellen entspringenden Nervenfortsätze zur Stabkranzfaserung sind als efferente Bahnen, die in Endbäumchen sich ausbreitenden Fasern dagegen als afferente Bahnen anzusehen, wie man aus Analogie mit den Rückenmarksfasern schliessen kann.

Allgemeine Funktion des Grosshirns. — Die Funktion des Grosshirns lässt sich zum Theil aus pathologischen Erfahrungen am Menschen, zum Theil aus Versuchen an Thieren erschliessen. Es unterliegt hiernach keinem Zweifel, dass sich im Grosshirn das Centrum für den Willen und das Bewusstsein, sowie für alle psychischen Thätigkeiten befindet. In dem Grosshirn kommen die zugeleiteten sensibeln und sensorischen Erregungen zur Empfindung und Wahrnehmung; sie treten hier in das Bewusstsein ein und erzeugen Vorstellungen. Es entstehen ferner in dem Grosshirn diejenigen Erregungen, welche zu willkürlichen motorischen Impulsen umgewandelt werden. Alle mit Bewusstsein ausgeführten Bewegungen und Handlungen gehen von dem Grosshirn aus.

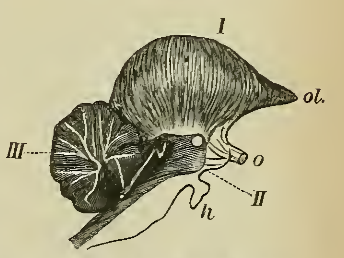


Fig. 145. Gehirn eines Vogels nach Gegenbauer (Medianschnitt): *I* Grosshirn, Vorderhirn, *II* Mittelhirn mit Lob. opt., *III* Kleinhirn, Hinterhirn, *ol* Olfactorius, *o* Opticus, *h* Hypophysis.

Man hat bei Thieren das ganze Grosshirn entfernt, um seine allgemeine Funktion festzustellen. Am leichtesten lässt sich diese Operation an Amphibien oder Vögeln ausführen. Flourens hat diesen Versuch an Tauben ausgeführt, indem er das Vorderhirn an der Grenze der Lobi optici (s. Fig. 145) abtrennte. Man beobachtet, dass die Thiere nach der Wegnahme des Grosshirns stumpfsinnig in der angenommenen Stellung verharren, so lange keine Reize direct auf die Körperoberfläche einwirken. Willkürliche Bewegungen werden von ihnen nicht mehr ausgeführt. Wenn man sie anstösst oder vorwärts schiebt, so machen sie einige regelrechte Laufbewegungen. Wirft man sie in die Luft, so machen sie normale Flugbewegungen, bis sie auf den Boden gelangen, auf dem sie wiederum in ruhiger Stellung verharren. Im Uebrigen können sie in allen Lagen das

Gleichgewicht des Körpers aufrecht erhalten, z. B. wenn man sie auf einen Stab setzt. Auf jeden Hautreiz machen sie eine reflectorische Abwehrbewegung. Die enthirnten Thiere haben keine Gesichtswahrnehmungen mehr: die vom Auge zugeleiteten Lichterregungen kommen nicht mehr zum Bewusstsein, obgleich der Nervus opticus dieselben seinem nächsten Centrum im Lob. opticus zuführt. Von diesem Centrum (subcorticales Centrum) können noch Reflexe ausgelöst werden; die Pupille zieht sich auf Lichteinwirkung zusammen, da dieser Reflex durch das Mittelhirn zu Stande kommt (s. S. 359). Aber weder die Annäherung der Hand noch die einer Lichtflamme an das Auge erzeugt irgend eine Reaktionsbewegung des Thieres. Ebensowenig kommen die Gehörsempfindungen zur Wahrnehmung. Ein lauter Schall oder selbst ein Schuss verursacht kein Wegfliegen des Thieres. (Trotzdem der N. olfactorius entfernt ist, bringt z. B. Ammoniakdampf Reflexe hervor, da er den Trigeminus auf der Nasenschleimhaut reizt.) Die Thiere nehmen in diesem Zustande gänzlicher Willenlosigkeit nicht von selbst Nahrung zu sich. Eine in den Schnabel gesteckte Erbse wird wieder herausgeschleudert. Bringt man die Erbse aber tief in den Schlund hinein, so wird sie durch Reflexaktion hinabgeschlungen. Durch künstliche Fütterung kann man die Thiere lange am Leben erhalten.

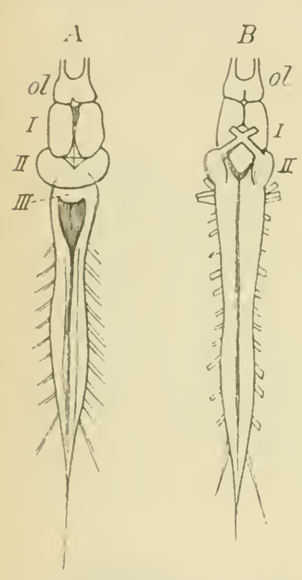


Fig. 146. Gehirn und Rückenmark des Frosches (Gegenbauer): *A* obere, *B* untere Seite; *ol* Lobi olfactorii, *I* Grosshirn, *II* Mittelhirn, Lobi optici, *III* Hinterhirn.

Nimmt man bei Fröschen das Grosshirn (s. Fig. 146) heraus, so beobachtet man an ihnen ein ähnliches Verhalten wie an der enthirnten Taube (Goltz). Die Thiere machen keinerlei willkürliche Bewegungen, sondern sitzen in der Normalhaltung ruhig da, so lange keine Hautreize einwirken. Jede solche Reizung verursacht eine zweckmässige und geschickte Reaktionsbewegung, gleich der des unversehrten Thieres, in vollkommenerem Grade als dies beim Rückenmarksthiere geschieht. Der enthirnte Frosch ist ferner im Stande, das Gleichgewicht des Körpers aufrecht zu halten; er klettert auf einer schiefen Ebene aufwärts und bringt sich in die Normallage, wenn man ihn auf den Rücken legt, was ein Rückenmarksthier nicht mehr vermag. Goltz hat am enthirnten Frosch ein reflectorisches Quaken beobachtet, wenn man mit dem Finger über die Rückenhaut streicht. Dieser Reflex tritt mit grosser Präcision ein, während er bei einem unversehrten Frosch nicht immer erscheint. Schmerzhafte Reizung der Rückenhaut bringt ihn nicht hervor, und jeder schmerzhafte Eingriff auf andere Körpertheile, z. B. Anlegen einer Schlinge um eine Extremität, hemmt den Quakreflex (s. S. 495). Es wird von Goltz angegeben, dass die Thiere beim Sprung Gegenstände vermeiden können, wenn bei der Operation das Chiasma des N. opticus nicht verletzt ist. Trotzdem kommen die Gesichtsempfindungen nicht mehr zur Wahrnehmung und zum Bewusstsein, denn die-

selben regen das Thier nicht mehr zu Bewegungen an. Es ist daher auch nicht im Stande, selbstständig Nahrung zu suchen und aufzunehmen.

Versuche dieser Art an Säugethieren sind bei Weitem schwerer auszuführen. Enthirnte Kaninchen liegen bewegungslos da und lassen nur Reflexe erkennen. Goltz ist es in neuerer Zeit gelungen, an Hunden stückweis fast das ganze Grosshirn bis auf geringe Reste herauszunehmen. Die Thiere konnten Laufbewegungen machen, hatten aber jede Wahrnehmung des Gesehenen oder Gehörten gänzlich verloren. Um sie zu füttern, musste man ihnen das Futter ins Maul bringen oder die Schnauze in den Futternapf hineinstecken. Sie verhielten sich ähnlich wie Menschen im Zustande des tiefsten Blödsinns.

Dass auch beim Menschen das Grosshirn das Centrum für Willen und Bewusstsein ist, und dass die eigentlichen psychischen Thätigkeiten, welche das Bewusstsein ausmachen, das Vorstellen, das Erinnern, das Denken, das Wollen, in dem Grosshirn vor sich gehen, folgt aus einer grossen Summe von pathologischen Erfahrungen. Bei Blödsinnigen (Idioten) ist das Grosshirn mehr oder weniger in seiner Entwicklung beeinträchtigt oder atrophirt. Durch ausgedehnte Verletzungen des Grosshirns, durch Druck von Aussen auf das Gehirn, oder durch Ergüsse in das Innere der Hirnhöhlen, durch pathologische Veränderungen kann die Thätigkeit desselben mehr oder weniger aufgehoben werden. Die Fähigkeit des Denkens und der Wahrnehmung, sowie des mit Bewusstsein verknüpften Wollens leidet dann, oder hört gänzlich auf.

Der Grad der Intelligenz, d. h. der geistigen Leistungsfähigkeit, hängt in der Reihe der Thiere sowie beim Menschen unzweifelhaft mit der Entwicklung und Ausbildung des Gehirns zusammen. Hierbei spielen besonders zwei Faktoren eine Rolle, erstens die Masse des Grosshirns gegenüber der Masse der übrigen Gehirntheile und zweitens die Entwicklung der grauen Hirnrinde. Man findet, im Allgemeinen, dass in der Thierreihe mit der Grössenzunahme des Vorderhirns im Verhältniss zur Grösse des Mittelhirns (Thalamus opt., Corp. quadrig. und Pons) auch die Intelligenz im Ganzen zunimmt. Bei den Raubthieren z. B., welche viel höher entwickelte psychische Fähigkeiten besitzen, als die Wiederkäuer oder Nager, finden wir auch ein verhältnissmässig grösseres Grosshirn als bei letzteren vor. Ganz besonders maassgebend aber ist die stärkere Ausbildung der grauen Hirnrinde bei den höher stehenden Thieren und beim Menschen. Zur Vermehrung derselben trägt hauptsächlich die Entwicklung der Gyri und Sulci bei, welche bei den Raubthieren beginnt und beim Affen und Menschen den höchsten Grad erreicht. Aus dieser Thatsache, sowie aus vielfachen pathologischen Erfahrungen und aus Experimenten lässt sich folgern, dass die graue Hirnrinde das Centrum der psychischen Thätigkeiten ist.

Das mittlere Hirngewicht des Menschen beträgt (nach Henle's Messungen) beim Manne ungefähr 1467 g, beim Weibe 1297 g. Aus den absoluten Gewichten ist selbstverständlich kein Rückschluss auf die Intelligenz und geistige Fähigkeit zu ziehen. Hingegen ist es unstreitig richtig, dass bei geistig bedeutenden Indivi-

nen die Capacität der Schädelhöhle eine ungewöhnlich grosse zu sein pflegt. Das Gewicht des Gehirns von Cuvier soll 1861, das von Byron 1807 g betragen haben. Rudolph Wagner fand, dass das Gehirn von Gauss 1492 g wog; die beiden Hemisphären desselben wogen zusammen 917 g. Das Gehirn von Dirichlet wog 1520 g, die beiden Hemisphären 957, das Gehirn von Fuchs 1499 und dessen beide Hemisphären 978 g. Nach einer Tabelle von R. Wagner über das Gewicht der beiden Hemisphären von 7 Männern verschiedenen Alters betrug dasselbe im Mittel nur 837 g. Daraus scheint zu folgen, dass es bei der Beurtheilung der geistigen Bedeutung hauptsächlich auf das Gewicht der Hemisphären ankommt, und noch besser wäre es, wenn man das Verhältniss des Gewichtes der Hemisphären zum Gewicht des ganzen Gehirns ermittelte. Das Verhältniss des Hirngewichts zum Körpergewicht als Maassstab zu benutzen, hat, wie es scheint, weniger Berechtigung sowohl für die Thierreihe als für den Menschen; denn das Körpergewicht unterliegt unabhängig vom Gehirn aus verschiedenartigen Ursachen den mannigfachsten Schwankungen. Man hat auch beobachtet, dass die Hemisphären geistig bedeutender Männer ausserordentlich windungsreich waren, woraus man schliessen darf, dass die Entwicklung der grauen Hirnrinde für die geistige Leistungsfähigkeit eines Gehirns eine grosse Bedeutung hat.

Die Funktionen der grauen Hirnrinde. — Dass sich die psychischen Thätigkeiten in der grauen Hirnrinde vollziehen, hat man erstens aus pathologischen Beobachtungen am Menschen und zweitens aus Experimenten an Thieren geschlossen. Beim Menschen werden die psychischen Funktionen beeinträchtigt, wenn die Hirnrinde der Sitz ausgedehnterer pathologischer Affektionen ist. Wenn man bei Thieren die Hirnrinde in weiterem Umfange auf beiden Seiten zerstört (Goltz), so stellen sich ähnliche Erscheinungen des Blödsinns ein, wie nach Wegnahme des ganzen Grosshirns.

Aus den älteren pathologischen Erfahrungen am Menschen, sowie aus Versuchen von Flourens über partielle Exstirpation des Gehirns an Thieren glaubte man früher schliessen zu können, dass die Funktion des Grosshirns und seiner grauen Rinde in der ganzen Ausdehnung eine gleichartige sei. Man bemerkte weder beim Menschen noch bei Thieren nach Verletzungen einzelner beschränkter Stellen des Gehirns irgend eine wesentliche Störung der psychischen Funktionen, weder im Bereiche der sensoriellen Wahrnehmungen noch im Bereich willkürlicher Bewegungen, und glaubte somit annehmen zu dürfen, dass alle Theile des Grosshirns sich in gleicher Weise an allen psychischen Processen betheiligen, — eine Lehre, die insbesondere von Flourens vertreten wurde. Indess beruhte diese Lehre auf einer mangelhaften Beobachtung. Es ist vielmehr in neuerer Zeit festgestellt worden, dass den verschiedenen Gebieten des Grosshirns und seiner Rinde auch verschiedenartige Funktionen zukommen.

Es ist von Fritsch und Hitzig entdeckt worden, dass es auf der Hirnrinde gewisse Regionen giebt, durch deren Reizung bestimmte Bewegungen in verschiedenen Körpertheilen ausgelöst werden. Diese Regionen befinden sich in dem Scheitellappen des Grosshirns und liegen rings um eine tiefe Furche, welche Sulcus centralis genannt wird. Man kann den Sulcus centralis an den Gehirnen verschiedener

Thiere und des Menschen leicht daran erkennen, dass er bis zur Medianlinie reicht und hier in die grosse Längsspalte beider Hemisphären einmündet. Der vor ihm liegende Gyrus praecentralis und der hinter ihm liegende Gyrus postcentralis, sowie der an der medialen Fläche der Hemisphäre gelegene Gyrus paracentralis enthalten die motorischen Bezirke der Hirnrinde. An dem in Fig. 147 abgebildeten Gehirn des Hundes ist *S.c.* der Sulcus centralis (auch Sulcus cruciatus und der umgebende Gyrus der G. sigmoides genannt). Durch Reizung gewisser Stellen des diesen Sulcus umgebenden Gyrus mit elektrischen Strömen kann man Bewegungen hervorrufen, und zwar in gewissen Körpertheilen der entgegengesetzten Seite. In Fig. 147 ist mit △ diejenige Stelle des vorderen Gyrus bezeichnet, durch deren Reizung

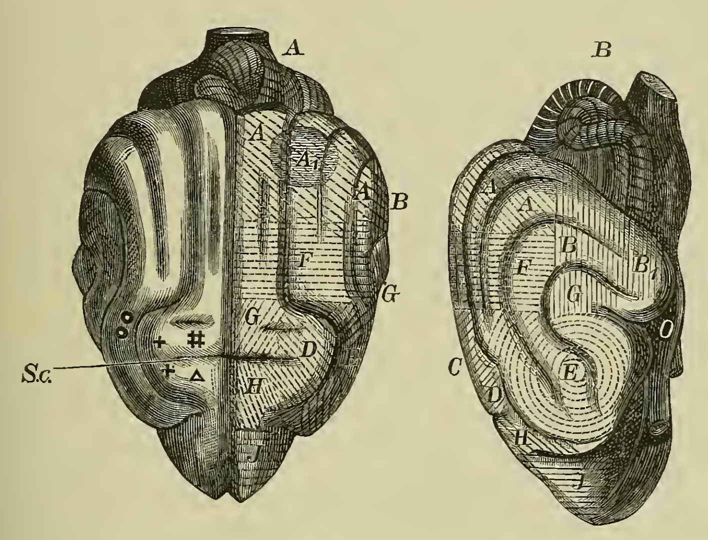


Fig. 147. Grosshirn des Hundes nach Hitzig und Fritsch:
△ motorische Region für die Nackenmuskeln,
+· „ „ „ „ Extensoren und Adductoren der oberen Extremität,
+ „ „ „ „ Flexoren und Rotatoren der oberen Extremität,
„ „ „ „ Muskeln der unteren Extremität,
o o „ „ „ „ Gesichtsmuskeln.

Grosshirn des Hundes nach H. Munk:
A Sehsphäre, *B* Hörsphäre, *C-J* Fühlsphäre, *C* Hinterbeinregion, *D* Vorderbeinregion, *E* Kopfregion, *F* Augenregion, *G* Ohrregion, *H* Nackenregion, *J* Rumpfregion.

Contraktionen in den Nackenmuskeln hervorgerufen werden. In dem seitlichen Theile des Gyrus liegt nach vorn zu bei dem Zeichen +· diejenige Stelle, deren Reizung Contraktionen der Extensoren und Adductoren der oberen Extremität bewirkt, weiter hinten bei + die Stelle, deren Reizung die Flexoren und Rotatoren der oberen Extremität in Bewegung setzt. Der hintere Schenkel des Gyrus enthält bei dem Zeichen # die reizbare Stelle für die Muskeln der unteren Extremität. Ferner findet man in dem lateral gelegenen Gyrus des Scheitellappens eine reizbare Stelle bei dem Zeichen o für die Muskeln des Gesichts im Gebiete des Nerv. facialis. Alle diese Bewegungen erfolgen nur auf der entgegengesetzten Seite. Die Bewegungen haben den Charakter

von coordinirten Zusammenziehungen der Muskelgruppen, so lange die Reize keine zu starken sind. Erst wenn die Reize stärker werden, gehen die Contraktionen in krampfartige, meist klonische Zuckungen und in Tetanus über. Die Reizung anderer Rindenstellen hat keine Bewegungen zur Folge, wenn die erregenden Ströme eine gewisse Stärke nicht überschreiten und sich nicht zu weit über das Gehirn ausbreiten.

Aus diesen Versuchen folgt, dass in bestimmten Stellen der Hirnrinde motorische Nervenbahnen entspringen. Man kann dagegen nicht den Einwand erheben, dass die elektrischen Reize die an der Hirnbasis gelegenen motorischen Nerven des Hirns oder motorische Bahnen des Mittelhirns oder verlängerten Markes träfen; denn in diesem Falle müssten wenigstens an der Hirnbasis eher die Nerven derselben als der entgegengesetzten Seite gereizt werden. Auch sind verhältnissmässig schwache Ströme schon wirksam. Der constante Strom giebt beim Schliessen und Oeffnen sehr deutliche Effecte, und zwar tritt auffallender Weise die Erregung beim Schliessen nicht an der Kathode (wie beim peripheren Nerven), sondern an der Anode, und beim Oeffnen an der Kathode ein (H i t z i g), ein bis jetzt noch nicht genügend erklärtes Verhalten. Schwache, eben auf der Zunge merkliche Inductionsströme rufen deutliche Bewegungen hervor. Starke und anhaltende Reizung mit Inductionsströmen hat leicht allgemeine Krämpfe zur Folge, welche den Charakter der epileptischen Krämpfe zeigen (Rindenepilepsie).

Ueber die Funktion der motorischen Rindenbezirke geben nun die E x s t i r p a t i o n s v e r s u c h e weiteren Aufschluss. Werden diese Stellen mit dem Messer so weit ausgeschnitten, dass die ganze graue Substanz daselbst entfernt ist, so kann man durch Reizung der darunter gelegenen weissen Substanz dieselben Bewegungen erzielen, wie durch Reizung der unversehrten Rinde. In diesem Falle werden also die aus der grauen Substanz entspringenden motorischen Fasern des Stabkranzes direct erregt. Es ist von H e i d e n h a i n beobachtet worden, dass die L a t e n z z e i t der Contraktionen bei Reizung der Hirnrinde einige Hundertstel Secunden länger ist als bei Reizung der weissen Markmasse.

In der Hirnrinde liegen demnach motorische Centra, in denen der Erregungsprocess eine gewisse Zeit in Anspruch nimmt. Nach unseren histologischen Kenntnissen dürfen wir annehmen, dass die Pyramidenzellen der Hirnrinde diese Centra bilden und dass die von ihnen zum Stabkranz abgehenden Nervenfortsätze die efferenten Leitungsbahnen sind, auf denen sich die motorischen Impulse fortpflanzen. Da nun alle willkürlichen Impulse von der Rinde des Grosshirns ausgehen, so hat man diese Centra die „p s y c h o m o t o r i s c h e n C e n t r a“ genannt. Sie unterscheiden sich in ihrer Qualität specifisch von den Reflexcentren des Markes und Gehirns darin, dass in ihnen mit den Erregungsprocessen ein psychischer Akt verknüpft ist, der einen Theil des Bewusstseins bildet.

Man hat ferner die Folgen der Exstirpation dieser motorischen Regionen beobachtet (H i t z i g). Dieselben bestehen erstens in einem eigenthümlichen D e f e k t d e r M o t i l i t ä t; aber man bemerkt auch zweitens, dass ein D e f e k t d e r S e n s i b i l i t ä t in dem entsprechenden

Körpertheil auftritt. Das Verhalten eines Hundes, bei welchem z. B. der Gyrus centralis (sigmoides) auf der linken Seite exstirpirt ist, ist folgendes. Das Thier ist im Stande, mit den vier Extremitäten geordnete Lokomotionsbewegungen auszuführen. Die beiden rechten Extremitäten sind also nicht absolut gelähmt; aber man beobachtet, dass dieselben gelegentlich ungeschickt gebraucht werden; sie rutschen leicht auf dem Boden aus, knicken zuweilen ein, und die Pfoten werden häufig mit dem Dorsum statt mit der Planta aufgesetzt. Erlernte Bewegungen, wie z. B. das Pfotengeben oder das Festhalten der Knochen beim Fressen können mit der rechten Vorderpfote nicht mehr ausgeführt werden, während das Thier im Stande ist, alle diese Bewegungen mit der linken Vorderpfote vorzunehmen. Neben diesem Defekt der Motilität lässt sich aber auch ein deutlicher Defekt der Sensibilität constatiren. Beim Anfassen der rechten Extremitäten entstehen keinerlei Reaktionsbewegungen, wie dies auf der anderen Seite der Fall ist. Selbst Stechen mit einer Nadel wird kaum beantwortet; erst starke Reize rufen einen Reflex hervor. Setzt man das Thier auf den Tisch und lässt die rechten Extremitäten über die Tischkante herabhängen, so zieht das Thier dieselben nicht zurück, wie es normaler Weise sofort geschieht; oder wenn man die Pfote mit dem Dorsum auf den Tisch setzt, so lässt das Thier das Bein in dieser Stellung stehen. Die Extremitäten der anderen Seite werden dagegen bei solchen Verlagerungen sofort wieder in die Normallage zurückgebracht. Aus diesen Beobachtungen folgt, dass bei einem so operirten Thiere sowohl ein Mangel des Tastgefühls wie auch des Muskelgefühls und, wie es scheint, auch aller sonstigen Empfindungen, welche von der Lage und Stellung der Körpertheile Kenntniss geben, vorhanden ist. Da das Thier die abnormen Lagerungen der Extremität nicht empfindet, so treten auch keine normalen Reaktionsbewegungen darauf ein. Erst wenn allgemeine lokomotorische Bewegungen stattfinden, wird auch die verlagerte Extremität aus ihrer Stellung bewegt. Schmerzempfindungen kommen an den Körpertheilen der afficirten Seite nicht mehr zum Bewusstsein; die Reflexe nach stärkeren Eingriffen werden durch das Rückenmark allein vermittelt.

Es ergiebt sich hieraus, dass die motorischen Rindenbezirke zugleich sensorische Funktion haben, dass in ihnen die Tastempfindungen, die Muskelempfindungen und Empfindungen ähnlicher Qualität zum Bewusstsein gebracht werden. Man hat diese in ihnen befindlichen Centren daher auch psychosensorische genannt.

H. Munk, welcher die Versuche von Hitzig weiter fortgeführt hat, nennt die betreffenden Bezirke der Hirnrinde die „Fühlsphären". Die Ausdehnung dieser „Sphären" giebt er für das Hundegehirn so an, wie es Fig. 147 darstellt. *C* bis *J* sind die Fühlsphären für alle Körpertheile der entgegengesetzten Seite, *C* ist die Hinterbeinregion, *D* die Vorderbeinregion, *E* die Kopfregion, *F* die Augenregion, *G* die Ohrregion, *H* die Nackenregion, *J* die Rumpfregion. Man erkennt aus der Vergleichung mit den von Hitzig angegebenen motorischen Stellen, dass die Fühlsphäre eines jeden Körpertheils mit seinem motorischen Centrum zusammenfällt. Neu ist nach den Versuchen von Munk die Verlegung einer Rumpfregion in das Gebiet des Stirnlappens (*J*). Die Augen- und Ohrregion (*F*, *G*) nach Munk enthält dasjenige Gebiet,

von welchem aus Bewegungen im Gebiete des N. facialis hervorgerufen werden können, die besonders an den Augenlidern und der Ohrmuschel zu erkennen sind.

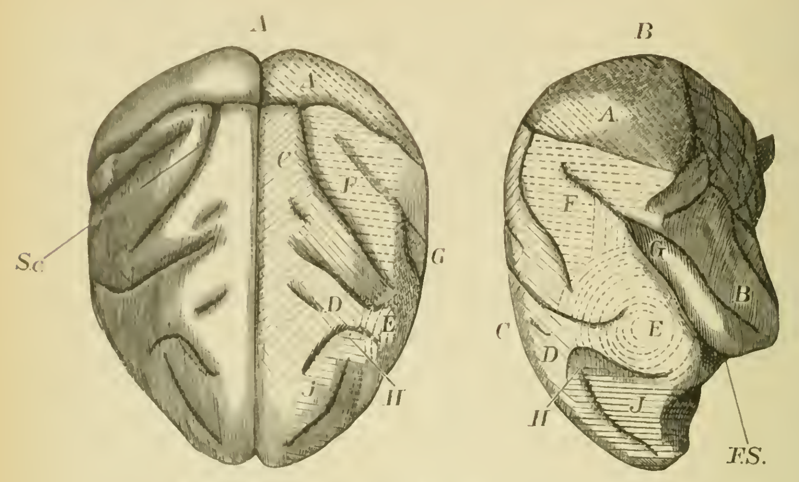


Fig. 148. Grosshirn des Affen nach Munck: Bezeichnungen wie in Fig. 147. *F.S.* Fossa Sylvii, *S.c.* Sulcus centralis.

Auch an dem Gehirn des Affen sind von H. Munk die genannten Regionen durch Versuche bestimmt worden. Man findet dieselben auch hier hauptsächlich rings um die viel weiter nach hinten

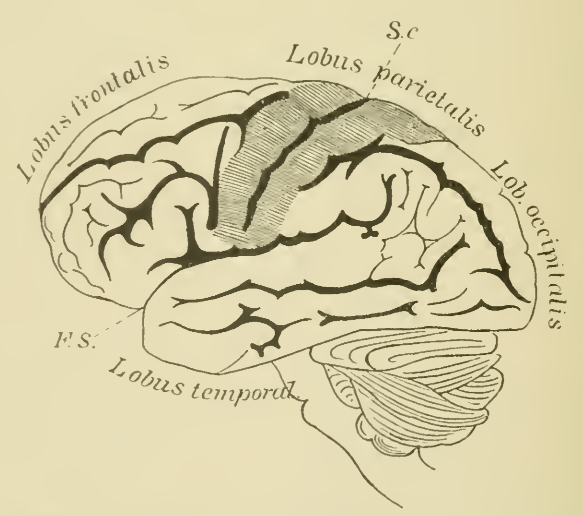


Fig. 149. Grosshirn des Menschen, die motorischen Regionen schraffirt (nach Exner): *S.c.* Sulcus centralis, *F.S.* Fossa Sylvii.

geschobene Centralfurche (*S.c.*) gelegen, wie Fig. 148 zeigt. Auch geben Reizungen dieser Hirnabschnitte Bewegungen in den entsprechenden Körpertheilen.

Endlich haben auch eine Anzahl von pathologischen Beobachtungen am Menschen erwiesen, dass in der Gehirnrinde desselben die motorischen und sensorischen Centra für die verschiedenen Körpertheile in ähnlicher Weise lokalisirt sind wie in der Hirnrinde der Thiere. Fig. 149 giebt das motorische Rindenfeld des menschlichen Gehirns nach Exner an. Es liegt rings um den Sulcus centralis im Gyrus praecentralis, postcentralis und an der Medianfläche der Hemisphäre im Gyrus paracentralis.

Bei Erkrankungen in diesen Rindenpartien oder bei Läsionen derselben beobachtet man Störungen der Motilität und Sensibilität in entsprechenden Körpertheilen. Eine besondere beim Menschen beobachtete Störung dieser Art ist die Sprachlähmung. Broca hat gefunden, dass in Fällen von Sprachlähmung der Sitz der Affection sich meist in der Gegend der Fossa Sylvii befindet, und zwar in der Rinde der dritten Stirnwindung und in der Insula Reilii (Fig. 143). In diesen Theil der Hirnrinde verlegt man daher das corticale Centrum für die Sprechbewegungen. Eigenthümlich ist es, dass die Affection am häufigsten auf der linken Seite ihren Sitz hat, und dass das Centrum der rechten Hirnhälfte für das linkseitige nicht vicariirend eintreten kann. Man schliesst hieraus, dass meist das linkseitige Centrum bei der Erlernung der Sprache allein zur Ausbildung gelangt, und dies hängt vielleicht auch damit zusammen, dass überhaupt wegen der Bevorzugung der rechten Körperhälfte bei allen eingeübten Bewegungen die linke Hemisphäre mehr in Anspruch genommen wird. Im Uebrigen sind bei der reinen Sprachlähmung die Muskeln der Zunge wie die übrigen Sprechmuskeln keineswegs gelähmt; aber die Coordination der Sprechbewegungen ist aufgehoben. Diese Coordination erfordert also ein besonderes corticales Sprachcentrum.

Die efferenten und afferenten Bahnen der Grosshirnrinde werden durch die Fasern des Stabkranzes gebildet, welche sich zur inneren Kapsel begeben (Fig. 143). Die innere Kapsel führt diese Fasern zum Hirnschenkel. In dem Hirnschenkel finden wir die motorischen, efferenten Fasern innerhalb der Basis (Fuss), dagegen die sensiblen, also afferenten Fasern in der Haube gesammelt vor (s. Fig. 142). Es ist durch Beobachtungen von Türk am Menschen, durch Versuche von Schieferdecker an Thieren nachgewiesen worden, dass nach Affectionen oder Exstirpationen der motorischen Rindenbezirke eine absteigende Degeneration in den zugehörigen Fasern der inneren Kapsel in dem Hirnschenkelfuss auftritt und sich von diesem durch Pons und die Pyramiden bis in die Pyramidenvorder- und Seitenstrangbahnen des Rückenmarks fortsetzt. Das Neuron für die willkürlichen Impulse reicht demnach von den Pyramidenzellen der Hirnrinde bis zu den Endbäumchen der Fasern der Markstränge im Vorderhorn, wo das Neuron der motorischen Wurzelfasern beginnt. Für die aus dem Gehirn entspringenden Nerven gilt dasselbe. Die Beobachtungen von Flechsig über die Entwicklung der Faserbahnen im Gehirn haben zu demselben Resultate geführt.

Von Soltmann wird angegeben, dass bei neugeborenen Thieren die motorischen Rindenbezirke noch nicht reizbar seien. Dies erklärt

sich vielleicht daraus, dass sich die Leitungsbahnen noch nicht vollständig gebildet haben.

Nachdem erkannt war, dass es lokalisirte Centra für die willkürliche Bewegung und die Wahrnehmung des Gefühls giebt, wurde es sehr wahrscheinlich, dass auch den übrigen Sinnen gewisse Rindenbezirke als psychosensorische Centra zugeordnet sind.

Das psychosensorische Centrum für den Gesichtssinn befindet sich nach den Untersuchungen von H. Munk in dem Hinterhauptslappen. Die Sehsphäre ist in Fig. 147 mit A bezeichnet. Sie nimmt beim Hunde das hintere Drittel der Hemisphäre ein und erstreckt sich über die mediale und hintere Fläche des Hinterhauptslappens. Eine ähnliche Lage hat sie beim Affen (Fig. 148) und ebenso beim Menschen.

Man unterscheidet wie für alle motorischen so auch für alle sensorischen Nerven ein subcorticales und ein corticales Centrum.

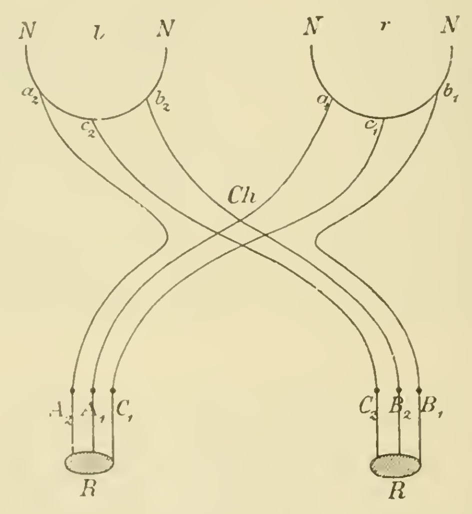


Fig. 150. Schema der Kreuzung des N. opticus in Chiasma.

Das subcorticale Centrum des Nerv. opticus liegt theils in dem Thalamus opticus, theils in den vorderen Vierhügeln. Die Fasern des Nerv. opticus erleiden beim Menschen in dem Chiasma eine theilweise Kreuzung, wie es die Fig. 150 in der Beziehung zu den beiden Netzhäuten und den Centren schematisch darstellt. Es seien $N N$ die beiden Netzhäute, r die rechte und l die linke; c_1 und c_2 seien die Stellen des deutlichsten Sehens (Fovea centralis). Die Fasern der beiden inneren Netzhauthälften kreuzen sich vollständig, wie es durch die Fasern c_1 C_1, c_2 C_2 und a_1 A_1, b_2 B_2 angegeben ist. Die Fasern der beiden äusseren Netzhauthälften dagegen bleiben in dem Chiasma auf derselben Seite, wie es die Fasern b_1 B_1 und a_2 A_2 angeben. A_2 A_1 C_1 und C_2 B_2 B_1 stellen die subcorticalen Centra vor. R die zugehörigen corticalen Centra. Aus der physiologischen Optik (s. 12. Cap. B. 1. a) ist nun bekannt, dass die rechte Hälfte des Gesichtsfeldes beider Augen sich auf den beiden linken Retinahälften und die linke Hälfte des Gesichtsfeldes auf den beiden

rechten Retinahälften abbildet. Ist nun die Leitung des Nerv. opticus zwischen Chiasma und Gehirn oder im Gehirn selbst unterbrochen, z. B. auf der rechten Seite, so muss die Wahrnehmung der Bilder auf den beiden rechten Netzhautflächen aufgehoben sein, d. h. die linke Hälfte des Gesichtsfeldes muss dann in der Wahrnehmung ausfallen. Dagegen fehlt die rechte Hälfte des Gesichtsfeldes, wenn die Affection in der linken Gehirnhälfte oder zwischen ihr und dem Chiasma ihren Sitz hat. Diesen Zustand nennt man Hemianopsie.

Bei den meisten Thieren ist die Kreuzung der Fasern im Chiasma eine viel ausgiebigere als beim Menschen und Affen. Beim Hunde sind die lateralen Netzhautstücke, deren Fasern auf derselben Seite bleiben, nur klein, so dass der grösste Theil der Fasern sich kreuzt. Dies hängt offenbar damit zusammen, dass der Hund kein so ausgedehntes binoculares Gesichtsfeld hat, wie der Mensch und der Affe. Bei den Fischen ist die Kreuzung eine vollständige.

Das subcorticale Centrum vermittelt die von der Netzhaut ausgehenden Reflexe, vor Allem den Pupillarreflex, die Zusammenziehung der Pupille durch die Einwirkung des Lichtes auf die Netzhaut, und zwar durch die Uebertragung der Erregung auf das Centrum des N. oculomotorius. Eine Gesichtswahrnehmung kommt aber in diesem Centrum nicht zu Stande, vielmehr ist hierzu eine Fortleitung der Erregung zu den corticalen Centren erforderlich.

Das Verhalten der Thiere, bei welchen die Sehsphäre ganz oder theilweise fortgenommen ist, ist folgendes: Ein Hund, welchem beide Sehsphären exstirpirt sind, erkennt die Gegenstände in seiner Umgebung nicht mehr durch das Auge. Er sieht weder das vorgesetzte Futter, noch weicht er vor der Peitsche zurück, noch erkennt er Personen. Er verhält sich wie ein ganz blindes Thier. Dagegen ist die Motilität und Sensibilität aller Körpertheile gut erhalten. Er bewegt sich vermöge des Tastgefühles in einem ihm bekannten Raume gut umher; in unbekannten Räumen dagegen stösst er leicht an Gegenstände an. Der Pupillarreflex ist an beiden Augen erhalten. Hat die Exstirpation nur auf einer Seite, z. B. der linken, stattgefunden, so ist das Sehvermögen mit dem rechten Auge fast ganz aufgehoben, auf dem linken Auge nur wenig gestört. Verbindet man ihm das linke Auge, so verhält er sich fast ebenso wie ein doppelseitig operirtes Thier. Aber bei genauerer Untersuchung ergiebt sich, dass er mit dem lateralen Rande der rechten Netzhaut noch Gesichtsempfindungen wahrnimmt, dass also ein kleiner Theil des äussersten linkseitigen Gesichtsfeldes zur Wahrnehmung kommt, da die lateralen Theile der rechten Netzhaut von der rechten Hirnhälfte mit Fasern versorgt werden. Die Wahrnehmung mit den peripheren Netzhauträndern ist aber eine sehr unvollkommene, und daher erkennt das Thier die Gegenstände im Gesichtsfelde nicht. Die linke Netzhaut dagegen hat ein fast ungestörtes Sehvermögen, da der grösste Theil derselben und namentlich der des deutlichsten Sehens von Fasern aus der rechten Hirnhälfte und nur der laterale Rand von Fasern aus der linken Hirnhälfte versorgt wird.

Wird die Operation am Affen ausgeführt, so entsteht bei einseitiger Exstirpation der Zustand der Hemianopsie, wie er beim Menschen beobachtet wird. Die gleichseitigen Netzhauthälften verlieren als-

dann ihr Sehvermögen, die entgegengesetzte Hälfte des Gesichtsfeldes fällt in der Wahrnehmung aus. Wird z. B. dem Thiere Futter ringsumher auf den Boden gestreut, so nimmt es dasselbe nur aus der einen Seite des Gesichtsfeldes auf und dreht sich nur in der Richtung herum, nach welcher es sehen kann.

Nach vollständiger Fortnahme der Sehsphären einerseits oder beiderseits regenerirt sich das Sehvermögen nicht wieder. Sind aber nur theilweise Exstirpationen vorgenommen worden, so treten Sehstörungen auf, die Anfangs mehr oder weniger ausgedehnt sind, dann aber mit der Zeit beträchtlich nachlassen. Munk giebt an, dass nach Exstirpation der Stelle A_1 (Fig. 147) im Centrum der Sehsphäre die Wahrnehmung und Erkennung der Gegenstände in der ersten Zeit aufgehoben ist, dass aber allmählig das Sehvermögen sich wiederherstellt. Er nennt diesen Zustand nach der Operation „Seelenblindheit". In diesem Zustand ist zwar das Erkennungsvermögen für die Gesichtsempfindungen verloren gegangen, da die Thiere weder Futternapf noch Peitsche erkennen; aber sie sind nicht ganz blind, denn sie weichen bei ihren Bewegungen den Gegenständen gut aus. Munk nimmt daher zur Erklärung dieser Erscheinungen an, dass in der Rinde der Sehsphären und insbesondere in dem centralen Abschnitt derselben sich in Folge der Erfahrung „Erinnerungsbilder" der wahrgenommenen Dinge als „Vorstellungen" ablagern. Ist dieses Centrum fortgenommen, so sind damit auch alle Erinnerungsbilder verloren gegangen, und die Gesichtsempfindungen gelangen daher nicht zur Wahrnehmung und Erkennung. Allmählig aber sollen die peripheren Abschnitte der Sehsphäre als Ersatz eintreten, so dass in ihnen vermöge der zugeleiteten Empfindungen neue Erinnerungs- und Vorstellungsbilder der gesehenen Gegenstände entstehen. Munk nimmt ferner an, was von Anderen bestritten wird, dass der centrale Theil der Sehsphäre dem Centrum der Netzhaut, den Stellen des deutlichsten Sehens, zugeordnet sei, der vordere Theil derselben den oberen Netzhautpartien und ebenso die übrigen peripheren Abschnitte den entsprechenden peripheren Netzhautpartien. Die Sehsphäre erstreckt sich auch weit über die medialen Flächen der Occipitallappen.

Elektrische Reizung im Gebiete der Sehsphäre hat keine directen motorischen Effekte; aber es ist beobachtet worden, dass bei der Reizung bestimmte Augenbewegungen erfolgen (Exner, Munk). Diese können als reflectorische gedeutet werden, hervorgerufen durch subjective Lichterscheinungen an gewissen Stellen des Sehfeldes. Reizung der linken Hemisphäre hat Wendung der Augen nach rechts zur Folge, und umgekehrt, weil die Lichterscheinungen in der entgegengesetzten Hälfte des Gesichtsfeldes auftreten.

Nach weiteren Versuchen von H. Munk liegt das psychosensorische Centrum für die Gehörsempfindungen, die „Hörsphäre", im Schläfenlappen (B. Figg. 147 u. 148). Jede Sphäre gehört dem Ohr der gegenüberliegenden Seite an. Wird die Hörsphäre einer Seite in möglichst grosser Ausdehnung fortgenommen, so hört das Thier mit dem Ohr der andern Seite nicht mehr. Um dies zu prüfen, muss man das innere Ohr derselben Seite zerstören, da Zustopfen des Gehörganges die Hörempfindungen nicht ganz ausschliesst. Ist nur die mittlere Partie der Hörsphäre (B_1) fortgenommen, so reagirt ein Hund nicht

mehr auf Anrufen und versteht nicht mehr die ihm vorher bekannten Worte; doch stellt sich das Hörvermögen allmählig wieder ein, wobei das Thier die gehörten Worte wieder verstehen lernt. Dieser Zustand ist von Munk „Seelentaubheit" genannt worden. Man darf hieraus folgern, dass die Erinnerungsbilder und Vorstellungsbilder der Hörwahrnehmungen in der Rinde der Hörsphäre deponirt sind. Daraus erklärt sich bei Gehirnkrankheiten des Menschen der Zustand der Worttaubheit, in welchem die Patienten die gesprochenen Worte nicht verstehen, wohl aber im Stande sind, dieselben Worte zu lesen und auszusprechen.

Das subcorticale Centrum der Hörnerven liegt in dem verlängerten Mark, von wo aus Reflexe durch Schall erfolgen können. Dieses Centrum steht durch sich kreuzende Fasern, welche durch Pons und Haube des Hirnschenkels ziehen, mit dem Schläfenlappen in Verbindung.

Das Centrum für die Geruchsempfindungen, die „Riechsphäre", wird in den Gyrus hypocampi oder Gyrus uncinatus an der Hirnbasis verlegt. Das subcorticale Centrum des N. olfactorius befindet sich in dem Bulbus olfactorius. Das Centrum für die Geschmacksempfindung ist seiner Lage nach nicht genauer festgestellt.

Theorie der Hirnthätigkeit. — Auf Grund der angegebenen Thatsachen hat man die Flourens'sche Ansicht von der Gleichartigkeit der Grosshirntheile verlassen und sich der Lokalisationstheorie zugewendet. Nach den Consequenzen dieser Theorie kommt eine specifische Sinnesempfindung und Wahrnehmung nur in denjenigen grauen Massen der Hirnrinde zu Stande, denen die Sinneserregungen durch die Nerven, die subcorticalen Centra und die von diesen durch die Markfaserung des Grosshirns ziehenden afferenten Leitungsbahnen zugeführt werden. Ebenso können die motorischen Impulse nach dieser Theorie nur von denjenigen Stellen der Hirnrinde ausgehen, wo die efferenten Leitungsbahnen entspringen, welche durch den Stabkranz, den vorderen Theil der inneren Kapsel zum Hirnschenkelfuss ziehen. Die anatomischen und histologischen Funde der letzten Jahre geben dieser Theorie eine feste und sichere Grundlage.

Gegen die Lokalisationstheorie sind namentlich von Goltz mehrfache Einwendungen erhoben worden. Indessen hat er schliesslich zugegeben, dass die vorderen Abschnitte des Grosshirns mit der motorischen, die hinteren Abschnitte mit den sensorischen Funktionen, insbesondere den Gesichtsempfindungen, in engeren Beziehungen stehen. Der Streitpunkt beschränkt sich daher in neuerer Zeit mehr auf die Abgrenzung der verschiedenen Rindenbezirke. Es ist unzweifelhaft, dass dieselben keine scharfen Grenzen haben, sondern allmählig in einander übergehen oder übereinandergreifen.

Die einzelnen Abschnitte der Hirnrinde stehen mit einander in leitender Verbindung, erstens durch Fibrae arcuatae, Fasern, welche benachbarte Gyri mit einander verbinden, zweitens durch besondere längere Faserzüge, drittens durch die Querfasern des Balkens und der Commissuren, wodurch die beiden Hirnhälften mit einander verbunden sind. Diese Fasern sind von Meynert die „Associationsfasern" genannt worden; es ist ihnen die Funktion zuzuschreiben, die Erregungen von einem Abschnitt der Hirnrinde einem anderen zuzuleiten. Wenn z. B. in der Sehsphäre eine Gesichtswahrnehmung stattfindet, so

kann von dort vermittels der Associationsfasern einem motorischen Centrum eine Erregung zugeführt werden, welche einen zweckentsprechenden motorischen Impuls auslöst. Ein solcher Vorgang kann als ein Reflex höherer Ordnung aufgefasst werden, insofern derselbe mit dem psychischen Akte der Wahrnehmung und Vorstellung verknüpft ist. Das Schema (Fig. 151) stellt die Hirnverbindungen in folgender Weise dar: *R*, *R* ist die graue Hirnrinde rechter und linker Hälfte. Zu dieser gelangen durch den grossen Hirnschenkel aus den Rückenmarks- und Hirnnerven afferente Leitungsbahnen *fa*, welche Empfindungen jeglicher Art zuleiten. Ebenso strahlen von der Hirnrinde zu den Hirn- und Rückenmarksnerven efferente Leitungsbahnen *fe* aus, namentlich um motorische Impulse zu leiten. Die Kreuzung dieser Bahnen ist in *K* angedeutet. Beziehungen dieser Bahnen zu subcorticalen Centren sind fortgelassen. Die Associationsfasern, welche Rindengebiete und die beiden Hemisphären mit einander verbinden, sind durch *a* und *c* dargestellt.

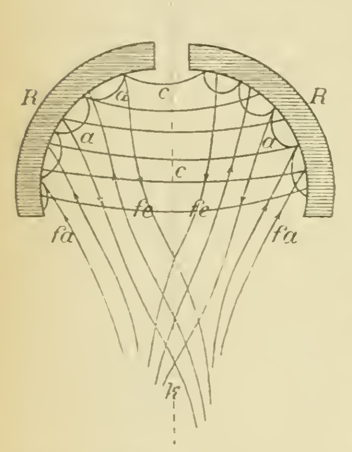


Fig. 151. Schema der Hirnleitungen.

In der Hirnrinde gehen die psychischen Akte, das Wahrnehmen, das Vorstellen, das Wollen vor sich. Das Denken besteht aus einer nach einem gewissen Gesetze (Logik) sich folgenden Reihe von Vorstellungen. Die Grundlage aller psychischen Thätigkeit bildet die Wahrnehmung. Eine Wahrnehmung kann nur zu Stande kommen, wenn Sinnesempfindungen der Hirnrinde durch afferente Bahnen zugeleitet worden sind. Aus der Empfindung kann sich aber erst dann eine Wahrnehmung bilden, wenn dieselbe der Hirnrinde wiederholt und genügend oft zugeleitet ist, um daselbst eine bleibende Nachwirkung zurückzulassen (Eindruck). Diese Nachwirkung besteht in einem Erinnerungsbild, das immer deutlicher wird, je öfter es angeregt wird. Das Ansammeln solcher Erinnerungsbilder macht einen Theil dessen aus, was wir Erfahrung nennen. Bei jeder sinnlichen Wahrnehmung wird das Wahrgenommene in die Aussenwelt verlegt, in das Object, welches die Ursache der sinnlichen Empfindung ist. Das neugeborene Kind hat zwar Sinnesempfindungen, aber nicht sogleich Wahrnehmungen. Es verlegt die Empfindungen ihrer Ursache nach noch nicht nach Aussen. Dies geschieht erst allmählig in Folge der Erfahrung, wenn die Erinnerungsbilder entstanden sind, und sich an das Wahrnehmen die Vorstellung und das Wollen angeschlossen haben. Die Vorstellung ist die Erweckung des Erinnerungsbildes durch einen zugeleiteten Impuls. Dieser kann durch eine afferente Bahn unmittelbar aus einem Gebiete der Sinnesempfindungen zugeführt sein; es können aber auch bei weiterer Ausbildung psychischer Thätigkeiten die Vorstellungen sich gegenseitig auslösen, ein Process, den wir im Besonderen Denken nennen. Wahrscheinlich bewegen sich bei diesen Vorgängen die Erregungen auf den unzähligen Bahnen der Associationsfasern in den verschiedensten Richtungen von einem Abschnitt der Hirnrinde zum andern und bringen auf

diese Weise die Association der Vorstellungen (Ideen) zu Stande. Man muss annehmen, dass diese gegenseitigen Auslösungen von Erregungen verschiedener Hirntheile nicht ohne gewisse gegenseitige Hemmungen stattfinden, so dass der Erregungsprocess sich immer in beschränkten Bahnen bewegt und sich nicht regellos ausbreitet. Wäre dies letztere der Fall, so würde ein logisches Denken nicht möglich sein. Vielleicht erklären sich mannigfache Symptome der Geisteskrankheiten, wie Wahnvorstellungen, Flucht der Ideen u. s. w., aus einer mangelhaften Hemmung der Erregungen im Gebiete der Associationsbahnen. Eine Unterbrechung dieser Bahnen muss das Denken in hohem Grade beeinträchtigen.

Die Summe der Erinnerungs- und Vorstellungsbilder, welche durch die Erfahrung angesammelt sind, bilden den Inhalt des Gedächtnisses. Das Wollen tritt auf, wenn der Erregungsprocess in der Hirnrinde den Ursprüngen der efferenten Leitungsbahnen zugeführt wird. Diese Zuleitung kann auf kürzerem oder längerem Wege, innerhalb einer kürzeren oder längeren Zeit stattfinden. Auf den Akt der willkürlichen Bewegung ist die ganze Summe von Erregungen und Zuständen von Einfluss, welche in der Hirnrinde zu gleicher Zeit vorhanden sind; daher ist diese Bewegung ihrem Charakter nach bei Weitem complicirter als die Reflexbewegung. Es ist zum Unterschiede von den Reflexen bei der willkürlichen Handlung nicht immer ein äusserer, unmittelbar vorangehender Reiz nachweisbar; vielmehr können die beständig einwirkenden äusseren Reize Vorstellungen erwecken, welche wiederum durch Association eine grössere Kette anderer Vorstellungen auslösen, die durch zeitlich lange vorangegangene Reize angesammelt sind, so dass es erst nach längerer oder kürzerer Zeit zu einem Durchbruch der Erregungen in das motorische Gebiet der Hirnrinde kommt. Aus diesem Grunde ist auch die Richtung der willkürlichen Handlung um so schwerer zu berechnen, je höher entwickelt der psychische Zustand des Gehirns ist; und doch können wir bei Thieren und auch beim Menschen oft voraussagen, was nach einem gewissen Eingriff eintreten wird.

Dass übrigens die beständig von Aussen einwirkenden Reize die Anreger der psychischen Thätigkeit in der Hirnrinde sind, geht aus einigen pathologischen Erfahrungen hervor. Von Strümpell ist ein Fall beschrieben worden, in welchem eine vollkommene Anästhesie, Taubheit auf einem Ohr und Blindheit auf einem Auge bestand. Nach Zubinden des sehenden Auges und Zustopfen des hörenden Ohres verfiel das Individuum in einen schlafähnlichen Zustand.

Die Gesammtheit der in der Hirnrinde sich abspielenden Processe machen den Inhalt der „Seele" aus. Man kann daher von einem bestimmten Sitz der Seele im Gehirn nicht sprechen. Ebenso basiren die älteren Bestrebungen, den einzelnen geistigen Fähigkeiten und Charaktereigenschaften eine besondere Stelle im Gehirn anzuweisen, wie es die Gall'sche Schädellehre that, auf einer trügerischen Grundlage. Die Lokalisationstheorie hat mit solchen Verirrungen nichts zu thun.

Ueber die Qualität der materiellen Processe bei der psychischen Thätigkeit ist uns nichts bekannt; ebensowenig, in welchen Elementen des Hirngewebes diese Processe stattfinden. Man hat zwar angenommen,

dass die Seelenthätigkeit in den Ganglienzellen der Rinde ihr materielles Substrat habe. Seitdem wir aber wissen, dass die afferenten Hirnfasern bis zur Rindenoberfläche ziehen, um hier in Endbäumchen blind zu endigen, ist diese Annahme sehr fraglich geworden. Vielmehr erscheinen die Ganglienzellen, wie an anderen Orten des Nervensystems, auch in der Hirnrinde gleichsam nur als Sammelapparate für efferente Erregungen, insbesondere die grossen Pyramidenzellen der motorischen Region, ebenso aber auch alle diejenigen Ganglienzellen, von denen Associationsfasern zu anderen Hirnstellen abgehen. In welchem materiellen Substrat sich aber der Erregungsprocess bewegt, während er mit den rein subjectiven Vorgängen der specifischen Empfindung, der Wahrnehmung, Vorstellung, des Denkens und Wollens verknüpft ist, bleibt zunächst unentschieden, ob in einem Flechtwerk feiner Nervenfäden oder vielleicht in einer noch unbekannten Zwischensubstanz.

Auch wenn wir die physikalischen und chemischen Processe in dieser Substanz genau kennen würden, und die Bewegung ihrer Moleküle und Atome durch eine Formel ausdrücken könnten, so würden wir doch, wie E. du Bois-Reymond dies dargethan hat, das Subjective der Seelenthätigkeit daraus nicht mathemathisch ableiten können. Denn wenn z. B. bei der Empfindung „Roth" diese Bewegungen nach den Coordinaten des Raumes (x, y, z) durch die Gleichungen $R(x, y, z)$ und für die Empfindung „Blau" durch die Gleichungen $B(x, y, z)$ ausgedrückt würden, so ist es, wie sie auch lauten mögen, nicht einzusehen, warum es nicht auch umgekehrt oder ganz anders sein könnte. Entweder ist also die Seeleneigenschaft als etwas „Transscendentes" der Hirnmaterie allein eigenthümlich oder, was annehmbarer erscheint, überhaupt der Materie allgemein zuertheilt, und kommt durch die Nervenmaterie in ihrer Entwicklung zu derjenigen Erscheinung, welche wir mit dem Worte „Bewusstsein" bezeichnen.

Dauer der Hirnprocesse. — Die einzige objective Methode, die psychischen Processe zu untersuchen, besteht bisher in der Zeitmessung. Zuerst wurde von den Astronomen die sog. „persönliche Gleichung" bestimmt, d. h. diejenige Zeit, welche zwischen der Wahrnehmung einer Erscheinung, z. B. des Durchgangs eines Sterns durch das Fadenkreuz des Fernrohrs, bis zur Kundgebung derselben verfliesst. Diese Zeit, mit Hilfe von Chronoskopen gemessen, beträgt bei verschiedenen Personen 0,1—0,2″ (Hirsch, Helmholtz, Donders). Man hat sie die „Reaktionszeit" genannt. Zieht man davon die Zeit für die Leitung in den sensibeln und motorischen Nerven und die Latenz der Muskelcontraktion ab, so bleibt noch der grösste Theil derselben für den Ablauf der Hirnprocesse übrig, welche man die „Gehirnzeit" nennen kann. Die Reaktionszeit ist, je nach der Art der Sinneserregung, verschieden, und dies erklärt sich wohl vornehmlich aus verschiedener Aktionszeit der Sinnesapparate. Das Signal wird gewöhnlich mit der Hand entweder elektrisch nach der Pouillet-schen Methode (s. S. 428), oder an einem Chronoskop, oder graphisch an einer rotirenden Trommel (Donders) angegeben. Bei akustischen Reizen scheint die Reaktionszeit am kürzesten zu sein, meist etwas länger bei Lichtreizen und Tastreizen, noch länger bei Geschmacksreizen (v. Vintschgau) und am längsten bei Geruchsempfin-

dungen. Bei Tastreizen ist die Reaktionszeit von empfindlicheren Stellen der Haut kürzer als von anderen aus. Man hat die Stadien der „Perception“ — der blossen Empfindung, der „Apperception“ — der Wahrnehmung durch das Bewusstsein, und des Willenimpulses unterschieden, die man aber zeitlich nicht von einander trennen kann. Diese Zeiten hängen auch bei ein und derselben Person von der Aufmerksamkeit, also vom Zustand des Gehirns, ab. Dass Narkotica, Genussmittel, alkoholische Getränke die Zeit verändern, und je nachdem sie anregen oder erschlaffen, dieselbe verkürzen oder verlängern, ist erklärlich. Interessant ist die Verlängerung der Reaktionszeit durch besondere Unterscheidungen des Urtheils. Donders liess z. B. auf den Laut Ka mit der rechten, auf den Laut Ki mit der linken Hand das Signal geben, und fand für die hierzu erforderliche Unterscheidungszeit einige Hundertstel Sekunden. Dasselbe ergab sich, wenn auf verschiedenfarbiges Licht verschieden reagirt werden sollte. Diese Unterscheidungszeit gehört dem Stadium der Apperception an.

Schlaf. — Dem Gehirn eigenthümlich ist die periodische Abwechslung zwischen Ruhe und Thätigkeit, das Schlafen und Wachen. Der Schlaf ist der Zustand der vollkommenen Ruhe aller psychischen Thätigkeiten des Gehirns, während die automatischen und reflectorischen Funktionen desselben fortdauern. Daher ist am Schlaf vornehmlich die Grosshirnrinde betheiligt. Dieser Zustand tritt für gewöhnlich beim Menschen in 24 Stunden einmal ein, meist in der Nachtzeit, in welcher die äusseren Reize, hauptsächlich das Licht, am schwächsten einwirken. Auch bei höher entwickelten Thieren beobachtet man des Nachts Schlaf oder einen schlafähnlichen Zustand. Die Ursache des Schlafs ist offenbar die Ermüdung, welche nach einem Zeitraum ununterbrochener Thätigkeit im Grosshirn eintritt. Dieser Vorgang der Ermüdung kann materiell dem der Muskelermüdung analog gesetzt werden. Wir müssen hieraus und aus anderweitigen Thatsachen entnehmen, dass die Ernährung des Gehirns und namentlich der grauen Hirnrinde einen lebhaften Stoffwechsel erfordert. Wenn demnach der Vorrath der Nährstoffe bis auf einen gewissen Grad gesunken, oder zugleich die Menge der Stoffwechselproducte im Gewebe sich angehäuft hat, so wird ein Zustand der Unerregbarkeit eintreten, welcher sich als Schlaf manifestirt. Es giebt kein Organ im Körper, welches so unausgesetzt thätig ist, wie das des Bewusstseins in wachem Zustande; denn auch wenn wir unsere Gedanken nicht direct auf einen Gegenstand richten, wechselt unwillkürlich eine Vorstellung die andere ab. Wir können durch Anstrengung und Erregungsmittel den wachen Zustand mehr oder weniger über die Norm verlängern, doch tritt schliesslich der Schlaf mit zwingender Gewalt ein.

Man hat die „Schlaftiefe“ nach der Reizstärke gemessen, welche den Schlafenden zu erwecken vermag. Kohlschütter bediente sich hiezu eines Schallpendels, dessen Gewicht aus verschiedener Excursionshöhe gegen eine Platte stiess. Man findet, dass innerhalb 1—2 Stunden die Schlaftiefe erst schnell, dann langsamer ihr Maximum erreicht, um in ähnlicher Weise, aber viel langsamer, bis gegen Morgen abzunehmen.

Im Schlaf vermindert sich auch die Thätigkeit aller übrigen Organe, des Herzens und der Gefässe, der Athmungsorgane und der

Excretionsdrüsen, während die Verdauungsdrüsen ihr Geschäft ungeschwächt fortzusetzen scheinen. Es ist wahrscheinlich, dass die Gefässe des Gehirns im Schlafe blutleerer sind als im Wachen, und dass bei der Thätigkeit aktive Erweiterungen der Gefässe wie in anderen Organen stattfinden. Der Schluss der Augenlider im Schlafe ist offenbar kein aktiver, sondern durch Erschlaffung des Levator palpebrae bedingt. Es wird ferner angegeben, dass im Schlaf die Pupille etwas verengt sei und die Bulbi nach oben und innen gewendet seien.

Das Träumen tritt wahrscheinlich nur bei geringerer Schlaftiefe, im Beginn des Schlafes und öfter in der letzten Schlafperiode vor dem Erwachen ein. Man kann sich den Zustand des Traumes dadurch erklären, dass innere oder äussere Reize auf einzelne Partien der Hirnrinde schwach erregend einwirken und daselbst unklare Vorstellungen erwecken, ohne dass ein Erwachen der ganzen Hirnrinde stattfindet. Die Association der Vorstellungen im Traum ist eine unvollkommene und daher unlogische, vielleicht zum Theil in Folge der Undurchgängigkeit der Associationsfasern der Rinde. Steigern sich die Traumvorstellungen zu grösserer Lebhaftigkeit, so durchbrechen sie gewissermassen alle Hemmungen, und es tritt Erwachen ein.

Ein dem Schlafe ähnlicher Zustand ist der des Somnambulismus und Hypnotismus. Im Somnambulismus machen die Individuen lokomotorische Bewegungen, ohne ein Bewusstsein davon zu haben. Aehnlich ist das Schlafen marschirender Soldaten bei grosser Ermüdung. Der hypnotische Zustand wird bei manchen Individuen durch anhaltende, ermüdende Sinneseindrücke hervorgerufen, z. B. durch Anstarren eines glänzenden Punktes. Die Individuen verharren theils in der einmal angenommenen Stellung oder ahmen mechanisch alle ihnen vorgemachten Bewegungen nach. Heidenhain führt diesen Zustand auf eine partielle Lähmung der Hirnrinde zurück. Hierdurch wird das Bewusstsein und die Association der Vorstellungen gestört, so dass sich die Individuen wie willenlose Reflexmaschinen verhalten.

Durch gewisse Mittel, Narkotica wie Morphium, durch Chloral und viele ähnliche Substanzen, wird ein Schlafzustand herbeigeführt oder der Eintritt des Schlafes begünstigt. Chloroform oder Aether lähmen vorübergehend die Hirnrinde und erzeugen Bewusstlosigkeit und Anästhesie (s. S. 493).

Ernährung, Stoffwechsel des Gehirns. — Die Ernährung des Gehirns unterhält, wie schon oben betont, einen sehr lebhaften Stoffwechsel. Kein Organ büsst nach Unterbrechung des Blutstroms so schnell seine Funktion ein wie das Grosshirn, d. h. die Hirnrinde. Nach Zuschnürung der Arterien, der Carotiden und Vertebralarterien (Kussmaul und Tenner) schwindet bei Säugethieren das Bewusstsein schon nach 1—2 Minuten. Beim Menschen ist die Unterbindung beider Carotiden gefährlich. Beim Kussmaul-Tenner'schen Versuch tritt zunächst Bewusstlosigkeit, dann Dyspnoe und Tetanus durch Reizung des verlängerten Markes ein (s. S. 162). Eine Reizung der Hirnrinde durch das dyspnoische Blut findet nicht statt, da auch nach einer Enthirnung die dyspnoischen Krämpfe erscheinen.

Die chemischen Bestandtheile, welche man in dem Gehirn vorfindet, sind folgende: Durch Extraktion mit kaltem Wasser erhält man 1. geringe Mengen lösliches Eiweiss, 2. Milchsäure, 3. Inosit, 4. flüchtige

Fettsäuren, 5. Xanthin, Hypoxanthin, Kreatin in sehr geringen Mengen. Durch Extraktion mit Aether und Alkohol erhält man 1. Cholesterin, 2. Lecithin, 3. Protagon, 4. Cerebrin, 5. Fett. Die phosphorhaltigen Körper Lecithin und Protagon scheinen für den Stoffwechsel des Gehirns von Bedeutung zu sein. Durch Zersetzung derselben bildet sich die Glycerinphosphorsäure und das Neurin (s. Anhang). Moleschott hat die Meinung ausgesprochen, dass im Gehirn die P-haltigen Substanzen bei der Thätigkeit verbraucht werden. Es wird angegeben, dass bei anhaltender geistiger Thätigkeit sich die Phosphorsäure im Harn vermehre. Nach Beobachtungen von Grützner reagirt die weisse Substanz im frischen Zustande neutral; die graue Substanz wird sofort sauer, was auf schnelle Spaltungen in derselben hindeutet.

2. Das Mittelhirn und Kleinhirn.

Organe der Coordination und des Gleichgewichts.

Mittelhirn. — Das Mittelhirn besteht aus Theilen verschiedenartiger und zum grossen Theil noch unbekannter Funktion.

Das Corpus striatum und der Thalamus opticus (Zwischenhirn) werden von den Zügen weisser Fasermassen aus der Hirnrinde, welche zu den Grosshirnschenkeln streben, mannigfach durchbrochen und eingeschlossen. Einige von diesen Fasern treten mit der grauen Masse dieser Hirnganglien in Verbindung, ein grosser Theil derselben geht durch die innere Kapsel an ihnen vorbei.

Nach Verletzungen des Corpus striatum und Thalamus opticus bei Thieren treten stürmische, abnorme Lokomotionen auf, welche man Zwangsbewegungen genannt hat. Magendie beobachtete nach Verletzungen des Corpus striatum heftige Vorwärtsbewegungen. Dasselbe sah Nothnagel an Kaninchen nach Verletzung des Linsenkerns. Nach Verletzungen des Thalamus opticus einer Seite oder der Grosshirnschenkel entstehen Reitbahnbewegungen, d. h. die Thiere bewegen sich in einem grösseren oder kleineren Kreise nach der einen oder der anderen Seite (Magendie, Longet). Nach Schiff verursacht Verletzung der vorderen Partien Bewegung nach der verletzten Seite, die der hinteren Partien nach der umgekehrten Richtung. Wirbelsäule und Kopf ist nach der Seite der Bewegung hin gekrümmt und geneigt. Auch Frösche zeigen dieselben Erscheinungen nach einem Stich in die Gegend der Lobi und Thalami optici. Kommen die Thiere zur Ruhe, so liegen sie in abnormer Körperhaltung da. Jeder Reiz ruft stürmische Bewegungen hervor. Je näher die Verletzung dem Pons liegt, um so enger werden die Kreise und schliesslich machen die Thiere eine Kreisbewegung um eine vordere oder hintere Extremität — die Uhrzeigerbewegung. Die Drehkrankheit der Schafe wird durch Entwicklung eines Blasenwurms (Coenurus cerebralis) in diesen Hirntheilen verursacht. Endlich treten nach einseitiger Verletzung der Querfasern der Brücke und der Kleinhirnschenkel zur Brücke Rollbewegungen um die Längsaxe des Körpers auf. Schiff sah nach Verletzungen der Kleinhirnschenkel Rollen nach der verletzten Seite, nach Verletzung eines Kleinhirnlappens Rollen nach der unverletzten Seite erfolgen.

Diese Erscheinungen sind sehr complicirter Natur. Da der Eingriff in die complicirten Gefüge der Hirnverbindungen und ihrer Centra als ein sehr roher angesehen werden muss, so erklärt sich daraus der sehr unklare und mannigfach wechselnde Erfolg desselben. Man hat die Zwangsbewegungen daher in verschiedener Weise gedeutet. Erstens nimmt man Reizung von gewissen Centren an, von denen heftige einseitige Impulse zu Bewegungen ausgehen, welche eine abnorme Richtung annehmen. Zweitens nimmt man an, dass Leitungsbahnen unterbrochen werden und dass daher durch einseitige Lähmungen die intendirten Bewegungen ihre Coordination verlieren. Ferner kann man annehmen, dass durch die Verletzungen zum Theil das Muskelgefühl oder die Gleichgewichtsempfindung des Körpers gestört ist und dass Schwindelempfindungen auftreten, welche compensatorische Bewegungen verursachen, die der Scheinbewegung des Körpers entgegenwirken sollen. Alle diese Ursachen mögen in mannigfacher Stärke zusammenwirken, um die Zwangsbewegungen hervorzurufen. Blosse Lähmungen motorischer Bahnen, wie Schiff meinte, können diese Erscheinungen nicht genügend erklären, da sich die Thiere, wie von heftigen inneren Reizen angetrieben, bewegen und die Bewegungen nicht immer als willkürliche gedeutet werden können.

Man hat daher angenommen, dass in dem Mittelhirn Centra für die Coordination der Bewegungen enthalten sind. In welcher Weise diese aber auf die Coordination einwirken, bleibt vorläufig unbestimmt.

Kleinhirn. — An diese Funktion des Mittelhirns schliesst sich ihrer Natur nach die des Kleinhirns an. Wir wissen, dass das Kleinhirn durch die Schenkel zur Med. obl. die Kleinhirnseitenstrangbahnen des Rückenmarks aufnimmt, durch welche afferente Erregungen sensibler Art zugeleitet werden. Es steht ferner durch die Schenkel zum Pons und zu den Vierhügeln mit dem Mittelhirn und durch dieses mit dem Grosshirn in Verbindung. Bei den Säugethieren besteht es aus dem mittleren Abschnitt, dem Wurm, und aus den beiden Hemisphären, mit einem seitlichen Anhang, der Flocke. Bei den Vögeln reducirt es sich auf den Wurm, und bei den Amphibien bildet es einen kleinen Lappen über dem vierten Ventrikel. Die graue Masse liegt vornehmlich in der Rinde; sie bildet mit der sich verästelnden weissen Markmasse auf dem Querschnitt die Configuration des Arbor vitae. Zwischen der molekularen Aussen- und der granulösen Innenschicht der Rinde liegen die grossen Purkinje'schen Ganglienzellen, welche in das Mark einen Nervenfortsatz entsenden und ihre Protoplasmafortsätze weit nach der Oberfläche hin ausstrecken (Cayal, van Gehuchten). Aus dem Mark treten Fasern ein, welche sich in der Aussenschicht der Rinde in Dendriten aufsplittern. Diese letzteren sind demnach afferenter, die Nervenfortsätze der Purkinje'schen Zellen dagegen efferenter Natur. Ausserdem sind bogenförmige Fasern vorhanden, welche benachbarte Rindenstellen verbinden.

Dem Kleinhirn hat man mancherlei Funktionen zugeschrieben. Reizungen des Kleinhirns haben weder sensible noch motorische Effekte. Dagegen sieht man nach Abtragungen oder Verletzungen desselben heftige motorische Störungen eintreten. Rudolph Wagner sah bei Tauben nach Entfernung des Kleinhirns, dass die Thiere beim Laufen

die Extremitäten stossweise strecken, leicht nach hinten überfallen und auch rückwärts gehen. Magendie sah nach dieser Operation Tauben rückwärts fliegen und Enten rückwärts schwimmen. Bei Säugethieren tritt nach Entfernung des Kleinhirns ein taumelnder, schwankender Gang auf wie im trunkenen Zustand. Dagegen ist keine Lähmung irgend welches Körpertheiles vorhanden. Mit diesen Beobachtungen stimmen pathologische Erfahrungen überein, bei denen man schwankenden Gang und Neigung zum Fallen nach vor- oder rückwärts beobachtet hat.

Flourens und Rudolph Wagner bezeichnen das Kleinhirn als ein Centrum für die Harmonie und Coordination der Bewegungen. Schiff giebt an, dass die Coordination nur gestört werde, wenn die Verletzung eine einseitige, aber nicht, wenn sie symmetrisch doppelseitig sei. In letzterem Falle entstehe nur eine Schwäche und Unsicherheit der Bewegungen. Schiff und Luciani nehmen an, dass das Kleinhirn die willkürlichen motorischen Erregungen des Grosshirns verstärke und einen gewissen Tonus der willkürlichen Muskeln unterhalte. Gegen diese Ansicht spricht offenbar die Thatsache, dass Reizungen des Kleinhirns absolut keine motorischen Wirkungen haben.

Die Störung der Coordination bei einseitigen Verletzungen nimmt leicht den Charakter der Zwangsbewegungen an, namentlich erfolgen meist Rollbewegungen. Diese könnte man sich wiederum als die Folge von Schwindelempfindungen erklären, bestehend in dem Gefühl einer Scheinbewegung des Körpers. Ist die Verletzung doppelseitig symmetrisch, so compensiren sich gewissermaassen diese Wirkungen gegenseitig.

Am plausibelsten erscheint die Ansicht, dass das Kleinhirn ein Centrum für das Muskelgefühl und die Gleichgewichtsempfindung des Körpers ist (Lussana und Andere). Das Muskelgefühl einerseits und alle Druck- und Zugempfindungen andererseits in den verschiedenen stützenden und sich bewegenden Körpertheilen geben uns über die Lage, Stellung und Bewegung der Körpertheile, sowie des ganzen Körpers beständig Kenntniss. Diese Empfindungen reguliren unsere willkürlichen Aktionen ihrer Intensität und Zeitfolge nach. Sind dieselben nicht vorhanden oder gestört, so muss mehr oder weniger eine Ataxie der Bewegungen sowie ein Mangel in der Aufrechthaltung des Gleichgewichts eintreten. Ein partieller Ausfall derselben oder auch eine abnorme Reizung der ihnen zugehörigen Nervenapparate ist demnach wohl geeignet Schwindelempfindungen zu erwecken. Das sind aber die Symptome, welche den Kleinhirnverletzungen und -Erkrankungen eigenthümlich sind. Eine wesentliche Stütze erfährt diese Ansicht durch die Thatsache, dass die Kleinhirnseitenstrangbahnen, welche dem Kleinhirn afferente Bahnen zuleiten, die Fasern für das Muskelgefühl des Rumpfes und der Extremitäten enthalten, da nach ihrer Degeneration Ataxie der Bewegungen eintritt. Betrachtet man hiernach das Kleinhirn als ein Centrum des Muskelgefühles und Gleichgewichtssinnes, so darf man nach Analogie schliessen, dass die in der Rinde in Dendriten sich aufsplitternden Fasern die afferenten Bahnen für die Erregung dieser Empfindungen darstellen, dass dagegen die efferenten Faserbahnen der Purkinje'schen Zellen in irgend einer Weise auf die motorischen Impulse regulirend einwirken.

Die halbcirkelförmigen Canäle (Bogengänge) des Labyrinths. — Diese Organe bilden einen Theil des Ohrlabyrinths; daher hatte man ihnen von vorn herein die Funktion eines Hörapparats zugeschrieben. Indessen hat sich gezeigt, dass sie eine davon ganz verschiedenartige Eigenschaft besitzen. Flourens hatte beobachtet, dass eine Verletzung derselben bei Tauben Störungen eigenthümlicher Art in der Bewegung und dem Gleichgewicht des Körpers hervorrufen. Auch beim Menschen beobachtete man in Fällen von Erkrankungen des Labyrinths heftige Schwindelanfälle (Menière'sche Krankheit). Diese Anfangs wenig beachteten Erscheinungen erklärte man sich als durch abnorme Reizungen des Hörnerven hervorgerufene Reflexe. Als sie aber später von Goltz wiederholt und erweitert wurden, gelangte man zu anderen Anschauungen.

Man unterscheidet beim Menschen einen horizontalen, einen vorderen oberen, vertikalen (frontalen) und hinteren unteren, vertikalen (sagittalen) Bogengang (s. Fig. 222), welche annähernd in den entsprechenden Ebenen liegen und senkrecht auf einander stehen. Jeder entspringt mit einer Ampulle aus dem Vorhof. Das häutige Labyrinth besteht aus zwei Säcken, dem Utriculus und Sacculus, welche im Vorhof zusammenstossen und von denen der Utriculus die häutigen Bogengänge abgiebt. Der N. vestibuli endet im Vorhof auf der Macula acustica und in den häutigen Ampullen auf den Cristae acusticae mit seinen Fasern in Zellen, welche Härchen tragen (s. Fig. 227). Auf der Macula acustica sind die Otolithen angeheftet. Die innere Höhlung ist mit der Endolymphe gefüllt. (Das Weitere siehe unter Gehörorgane 12. Cap. C.)

Nach Verletzung der Bogengänge bei Tauben treten namentlich abnorme Bewegungen des Kopfes auf, doch erst, wenn die häutigen Canäle eröffnet oder verletzt sind. Werden die beiden horizontalen Bogengänge verletzt, so entstehen pendelnde Bewegungen des Kopfes in der horizontalen Ebene, die Anfangs sehr stürmisch sind. Die Thiere können nicht ordentlich vorwärts laufen, sondern drehen sich im Kreise nach rechts oder links. Werden dagegen die vertikalen Bogengänge verletzt, so entstehen pendelnde Bewegungen des Kopfes von oben nach unten, in annähernd sagittaler bis frontaler Richtung. Die Thiere können das Gleichgewicht nicht mehr aufrecht erhalten, stürzen leicht nach vorn oder hinten über und machen die turbulentesten Bewegungen. Beruhigt man sie durch Festhalten oder Einwickeln, so hören die Bewegungen auf, beginnen aber beim Freilassen und bei jeder Erregung von Neuem. Nach einseitigen Verletzungen hören die Erscheinungen bald auf; nach doppelseitigen dauern sie Tage und Wochen lang an. Auch in der Ruhe ist die Kopfhaltung eine abnorme. Schon Flourens hatte constatirt, dass die Thiere weder ihr Gehör eingebüsst, noch an Intelligenz verloren hatten. Eine Zerstörung der Schnecke bringt diese Erscheinungen nicht hervor, folglich können Reizungen des Hörapparates nicht die Ursache derselben sein.

Goltz hat die Hypothese aufgestellt, dass die Bogengänge periphere Sinnesapparate seien, welche über Bewegung und Stellung des Kopfes Kenntniss geben und daher zur Erhaltung des Gleichgewichts wesentlich mitwirken. Man kann die Störungen, welche nach Verletzung eintreten, theils als Reizerscheinungen, theils als Ausfallserscheinungen

betrachten. Mach und Breuer haben diese Hypothese theoretisch und experimentell zu begründen gesucht. Da die drei Canäle senkrecht auf einander stehen, so entsprechen sie gewissermaassen den drei Coordinatenebenen des Raumes. Denkt man sich, dass in der Norm jede Bewegung des Kopfes in einer dieser Ebenen eine Flüssigkeitsströmung in dem entsprechenden Canal erzeugt, durch welche die in der Ampulle liegenden Nervenenden gereizt werden, so würde dadurch eine innere Empfindung für die Bewegung und Haltung des Kopfes erwachsen können. Breuer hat beobachtet, dass Reizung der einzelnen Canäle auf mechanischem, elektrischem und thermischem Wege eine Reaktionsbewegung des Kopfes in der Ebene des Canals erzeugt. Dasselbe sah Ewald in neueren Versuchen, indem er durch Ansetzen eines feinen T-Röhrchens an die Canäle in ihnen Strömung erregte. Ewald hat Tauben lange Zeit erhalten, denen er beide Labyrinthe gänzlich entfernt hatte. Wenn sie unter künstlicher Fütterung die erste Zeit der Gleichgewichtsstörungen überstanden haben, so tritt allmählig eine Compensation, wahrscheinlich mit Hilfe des Muskelgefühls, ein. Aber es bleiben Ausfallserscheinungen zurück, die darin bestehen, dass die Thiere gar nicht oder unsicher fliegen, ihren Kopf in abnorme Stellungen bringen lassen und sich überhaupt wenig bewegen. Es tritt oft Schwäche und Schlaffheit aller Körpermuskeln ein. Ewald schreibt dem Labyrinth die Funktion zu, einen Tonus der willkürlichen Muskeln zu unterhalten; indessen könnte die beobachtete Muskelschwäche sehr wohl nur eine secundäre Folge des Bewegungsmangels sein. Nach neueren Versuchen von Matte ist ein vom Labyrinth ausgehender Tonus der Muskeln nicht nachweisbar.

Man hat die anatomische Zugehörigkeit der Bogengänge zum Ohrlabyrinth in der gesammten Thierreihe als einen Widerspruch gegen diese Hypothese und eine erhebliche Schwierigkeit für dieselbe betrachtet. In der That scheint dies auf den ersten Blick so. Aber nach physiologischer und physikalischer Auffassung ist der Widerspruch wohl lösbar. Denn das Gemeinsame eines solchen Sinnesapparates mit dem inneren Hörapparat besteht darin, dass beide durch Flüssigkeitsbewegungen angeregt werden, der Hörapparat durch wellenförmige Bewegungen, der Bogengangapparat durch Strömung und vielleicht auch durch wellenförmige Stösse. Auf welche Weise aber die anatomische Beziehung beider Apparate sich herausgebildet hat, darüber wird nur die Phylogenie der Organismen Aufschluss geben können. Steiner hat gefunden, dass die Zerstörung der grossen Bogengänge bei Fischen (Haien) keinerlei merkliche Bewegungs- und Gleichgewichtsanomalien hervorbringt. Daraus kann man aber nicht folgern, dass obige Hypothese falsch sei. Vielleicht ist der Utriculus mit den Bogengängen bei den Fischen vornehmlich Hörapparat, und vielleicht bedürfen sie eines peripheren Gleichgewichtsorgans nicht, da die Erhaltung des Gleichgewichts im Wasser eine verhältnissmässig leichte ist und der Kopf keine gesonderte Bewegung besitzt. Bei den Fröschen haben nach Versuchen von Goltz und Anderen die Bogengänge entschieden Gleichgewichtsfunktionen. Die Trennung der Organe kann allmählig durch einen Funktionswechsel vor sich gegangen sein, indem bei den Landthieren der Sacculus durch Ausbildung der Lagena und Schnecke sich weiter zum Hörorgan, der Utriculus sich mehr zum Gleichgewichtsorgan entwickelte.

Drehschwindel. — Eine seit lange bekannte Erfahrung, welche mit der Funktion der Gleichgewichtsorgane im Zusammenhang steht, ist der Drehschwindel. Wenn man sich mehrmals schnell um seine Längsaxe dreht und plötzlich stehen bleibt, so entsteht eine Schwindelempfindung, bei der man sich unwillkürlich noch ein Stück in derselben Richtung weiter dreht. Auch an den Augen beobachtet man ruckweise Bewegungen nach derselben Richtung, und dadurch entsteht ein Gesichtsschwindel, bei welchem sich das ganze Gesichtsfeld in entgegengesetzter Richtung zu bewegen scheint. Doch ist die Schwindelempfindung auch bei geschlossenen Augen vorhanden.

Diesen Drehschwindel hat man aus einer Bewegung der Cerebrospinalflüssigkeit im Schädel und aus abnormer Blutvertheilung im Gehirn zu erklären gesucht. Mach dagegen will ihn auf die Bewegung der Endolymphe in den Bogengängen zurückführen. Eine auf einer Drehscheibe rotirte Taube zeigte beim Anhalten dieselben turbulenten Bewegungen wie nach Verletzung der Bogengänge. Schiff giebt an, dass ein Frosch auf der Drehscheibe während langsamer Rotation entgegengesetzte Drehung machte, aber nicht mehr nach Durchschneidung beider Nn. acustici.

Complicirter sind die bei der Seekrankheit entstehenden Erscheinungen. Zum Schwindel gesellt sich immer leicht Erbrechen, was auf Erregungen im verlängerten Mark hinweist.

Die zuckenden Augenbewegungen, der Nystagmus, treten auch bei Reizungen des Mittel- und Kleinhirns auf.

Galvanische Schwindelerscheinung. — Von Purkinje ist entdeckt worden, dass beim Durchleiten eines galvanischen Stroms in querer Richtung durch den Kopf eine Schwindelempfindung auftritt. Man setzt die Elektroden beiderseits am besten auf den Processus mastoideus auf. Diese Erscheinungen sind später von Hitzig genauer studirt worden. Beim Schliessen des Stromes neigt sich der Körper unwillkürlich nach der Anode; man hat das Gefühl, als ob man auf der Seite der Kathode in die Erde sänke. Betrachtet man während der Stromdauer das Gesichtsfeld, so zeigen die Objecte eine Scheinbewegung von der Anoden- zur Kathodenseite, und die Augen machen nystagmusartige Bewegungen, indem sie sich ruckweise nach der Anode wenden und langsam zur Kathode zurückkehren. Beim Oeffnen kehren sich die Effekte in mässigerer Intensität um. Steckt man bei Kaninchen die Elektroden in die Gehörgänge, so sind die objectiven Erfolge dieselben: bei stärkeren Strömen entstehen heftige Rollbewegungen nach der Anodenseite, wie bei Verletzungen des Pons oder Kleinhirns. Geht der Strom in longitudinaler Richtung durch den Kopf, so hat er diese Wirkungen nicht, und in geringerem Grade, wenn sich nur die eine Elektrode am Ohr befindet.

Es lag am nächsten, die Ursache des galvanischen Schwindels in der Durchströmung des Gehirns zu suchen; man war aber zunächst nicht im Stande, darauf hin eine Theorie aufzubauen. Der Angriffspunkt des Stromes musste wohl im Mittel- oder Kleinhirn gesucht werden. Nachdem man nun die Funktion der Bogengänge kennen gelernt hat, ist man geneigt, in diese die Wirkung des galvanischen Stromes zu verlegen. Ewald giebt an, dass bei labyrinthlosen Tauben der galvanische Strom nicht mehr jene Effekte hervorbringe. Es bedarf wohl noch

weiterer Erfahrungen hierüber, auch an Säugethieren, um diese Frage zu entscheiden.

Centrum des Bogengangapparates und N. acusticus. — Wenn die Bogengänge Gleichgewichtsorgane sind, so müssen ihre dem N. acusticus angehörigen Nervenfasern im Centrum anderweitige Ursprünge haben als die Hörfasern desselben. Es frägt sich daher, wo wir dieses Centrum zu suchen haben. Nun haben wir das Kleinhirn als ein Centrum kennen gelernt, welches ausser dem Muskelsinne auch zugleich dem Gleichgewichtsgefühl zu dienen scheint. Der Nerv. acusticus sendet aber von seinem Centrum im verlängerten Mark nicht nur Fasern zur psychoacustischen Sphäre des Grosshirns, sondern nach Henle auch durch Pons und Kleinhirnschenkel desselben zum Kleinhirn. Es liegt daher die Vermuthung nicht fern, dass diese Fasern die Bogengangnerven bilden, worüber erst weitere Untersuchungen entscheiden können.

Die Durchschneidungen des Nerv. acusticus an Thieren ergeben nach Cyon keine heftigen Bewegungsstörungen wie die Verletzungen des Labyrinths. Auch diese Thatsache spricht nicht direct gegen die Hypothese der Bogengangfunktion; denn Durchschneidungen von Nervenstämmen verursachen nicht die Reizerscheinungen wie Verletzungen sehr empfindlicher Nervenendapparate. Aber Ausfallserscheinungen müssten hiernach auftreten und scheinen auch nach Versuchen von Schiff vorhanden zu sein. Endlich ist in neuerer Zeit behauptet worden (Pollak, Kreidel), dass bei den meisten Taubstummen, deren Labyrinthe funktionsunfähig sind, kein Drehschwindel zu bemerken sei, und dass sie bei geschlossenen Augen schlecht auf einem Bein balanciren könnten. Im Uebrigen aber scheint bei diesen die Compensation durch das Muskelgefühl und anderweitige Empfindungen eine fast vollkommene zu sein. Von Interesse wäre die Untersuchung derselben in Betreff des galvanischen Schwindels.

Die Vierhügel. — In den vorderen Vierhügeln haben wir subcorticale Centra des N. opticus schon kennen gelernt. Zerstörung derselben auf beiden Seiten hat totale Blindheit zur Folge, während einseitige Zerstörung je nach der Art der Kreuzung im Chiasma das entgegengesetzte Auge blind macht, oder beide Netzhäute an derselben Seite afficirt. Der Pupillenreflex hört nach völliger Zerstörung der Vierhügel auf (Flourens).

Die Erfolge der Reizung der Vierhügel bestehen vornehmlich in Zuckungen der Bulbi (Nystagmus). Die Reizung rechts soll nach Adamück Bewegungen der Bulbi nach links, und umgekehrt verursachen. Auch haben einige Beobachter nach Zerstörung der Vierhügel Beeinträchtigung der Coordination der Bewegungen gesehen; doch kann dies durch Einwirkungen auf die darunter gelegenen Hirntheile zu erklären sein. Immerhin ist durch die Verbindung derselben mit dem Kleinhirn durch die Crur. cerebelli ad Corp. quadr. eine Beziehung zur Coordination möglich.

3. Das verlängerte Mark.

Das verlängerte Mark kann nicht als ein einheitliches Gebilde behandelt werden. Es ist neben dem Pons gewissermaassen ein centraler

Knotenpunkt für eine grosse Zahl von Hirn- und Rückenmarksbahnen und enthält Centra der verschiedenartigsten Funktion. Das Respirationscentrum, das vasomotorische Centrum, die Centra der Herznerven und die Centra aller daselbst entspringenden Nerven sind im Speciellen behandelt (s. die betr. Capitel). Hervorzuheben ist an diesem Orte die allgemein wichtige Thatsache, dass Erregungen des verlängerten Markes jeder Art leicht Krämpfe in allen Gebieten des Nervensystems erzeugen. Daher hat man ein sog. Krampfcentrum in dasselbe verlegt. Doch ist hierfür eine bestimmte Stelle nicht nachweisbar.

C. Die Gehirnnerven und ihre Centra.

1. Nervus olfactorius (I).

Der N. olfactorius ist ein Sinnesnerv, welcher den Geruchsempfindungen dient. Er entspringt an der vorderen Hirnbasis aus dem Bulbus olfactorius, welcher der Siebbeinplatte aufliegt, durch deren Löcher seine feinen marklosen Fasern zur Riechschleimhaut der Nase ziehen. Hier endigen sie in den Sinnesepithelzellen der Schleimhaut (s. 12. Cap. D.). Der Bulbus olfact., der bei Thieren stärker als beim Menschen und namentlich bei Fischen und Amphibien sehr stark entwickelt ist, steht durch die Striae olfactoriae mit der Hirnrinde im Gyrus hypocampi in Verbindung (s. S. 525). Der Bulbus olfactorius ist also das subcorticale Centrum des Nerven. Der ganze Tractus des Nerven lässt sich in zwei Neuronen zerlegen. Die Sinnesepithelien bilden der Entwicklung gemäss die Ursprungszelle der peripheren Fasern (His); diese lösen sich im Bulbus olfactorius in Endbäumchen auf und bilden mit den Dendriten eines starken Protoplasmafortsatzes grosser Ganglienzellen ein rundliches Geflecht, den Glomerulus olfactorius. Die Ganglienzelle sendet centralwärts einen Nervenfortsatz zur Hirnrinde und bildet so das zweite Neuron (Golgi, Cayal, van Gehuchten).

Beide Nervenzüge anastomosiren durch die vordere Hirncommissur.

Die specifische Energie des N. olfactorius besteht darin, in seinen Centren die Geruchsempfindungen auszulösen (s. Geruchssinn, 12. Cap. D.).

2. Nervus opticus (II).

Die Funktion dieses Nerven besteht darin, Licht- und Gesichtsempfindungen zu erregen. In seinem peripheren Endapparat, der Retina, findet die Einwirkung der Lichtstrahlen statt. Der Verlauf seiner Fasern und das Verhalten seiner Centra im Gehirn ist bereits im Allgemeinen beim Gehirn behandelt worden. Im Speciellen sei noch Folgendes bemerkt.

Die vorderen Vierhügel, das Corpus geniculatum laterale (ext.) und das Pulvinar des Thalam. opt. sind als die subcorticalen Centren des Nerven zu betrachten. Es ist sehr wahrscheinlich, dass ein grosser Theil der Opticusfasern seinen Ursprung der Entwicklung nach (His)

aus den Ganglienzellen der Retina nimmt. Diese, einerseits mit den Stäbchen und Zapfen in Verbindung (s. 12. Cap. B. 2.), senden einen Nervenfortsatz hirnwärts, welcher sich wahrscheinlich in dem subcorticalen Centrum (Corp. gen. lat., Cayal) in ein Endbäumchen auflöst, das erste Neuron bildend. Gudden und v. Monakow haben gezeigt, dass nach Exstirpation eines Bulbus bei neugebornen Thieren das Corp. gen. lat. und das Pulvinar degeneriren — aufsteigende Degeneration. Aus den vorderen Vierhügeln entspringen aber auch Fasern, welche absteigend degeneriren (v. Monakow). Ihre Funktion ist unbekannt.

3. Nervus oculomotorius (III).

Dieser Nerv entspringt aus einem grauen Kern am Boden des Aquaeductus Sylvii und tritt an der vorderen Grenze des Pons heraus. Der grösste Theil seiner Fasern bleibt auf derselben Seite, nur ein kleiner Theil derselben aus der hinteren Grenze des Kerns kreuzt zur anderen Seite. Er ist ein rein motorischer Nerv, nimmt aber in seinem Verlauf durch den Sinus cavernosus an der Hirnbasis sensible Fasern aus dem Trigeminus auf. Er versorgt die meisten äusseren Augenmuskeln, die Mm. rect. sup., inf., intern. und obliq. infer., also alle mit Ausnahme des M. rectus extern., welcher vom Abducens und des M. obliq. sup., welcher vom Trochlearis versehen wird. Er innervirt ferner den M. levator palpebrae superioris. Eine Verletzung oder Lähmung des Nerven hat daher ein Schielen des Auges nach Aussen, Strabismus divergens, zur Folge, da der M. rect. ext. überwiegt, und zweitens ein Herabsinken des oberen Augenlides, Ptosis.

Der N. oculom. versorgt ferner innere Augenmuskeln, erstens den Sphincter pupillae, zweitens den M. ciliaris seu tensor chorioideae. Die Nervenfasern gehen durch die Radix brevis zu dem an der äusseren Seite des Opticus liegenden Ganglion ciliare und von diesem durch die Nervali ciliares zum Corpus ciliare und zur Iris.

Der Musc. sphincter pup. besteht aus glatten circulären Muskelfasern, welche den Rand der Iris begrenzen. Sein Antagonist ist der Dilatator pupillae, welcher aus glatten, radiär gestellten Fasern der Iris besteht. Es ist zweckmässig, die Innervation der Iris hier im Ganzen zu betrachten.

Die Innervation der Iris. — Der N. oculomotorius vermittelt den Lichtreflex der Pupille (Pupillarreflex). Dieser Reflex ist für die Lichterregungen des Auges von grosser Bedeutung. Die Iris regulirt durch wechselnde Weite der Pupille die Menge des einfallenden Lichtes, indem die Pupille sich im Hellen zusammenzieht, im Dunkeln erweitert. Die Zusammenziehung des Sphincter schützt bei grellem Licht die Retina vor zu starker Blendung (s. 12. Cap. B. 1. b). Die Reflexerregung nimmt ihren Weg von der Retina durch den Nerv. opticus zu den subcorticalen Centren und wird von diesen zum Ursprung des Oculomotorius geleitet. Ist diese Leitung im Opticus, den Centren oder dem Oculomotorius unterbrochen, so reagirt die Pupille nicht mehr auf Licht — „Pupillenstarre" — ein für Hirnleiden wichtiges Symptom. Kann das Auge bei Pupillenstarre noch sehen, so liegt die Affektion im Gebiete des Oculomotorius. Beim Einfallen von Licht in das eine Auge zieht sich auch

die Pupille des anderen bedeckten Auges zusammen. Daraus folgt, dass die Pupillencentra der beiden Oculomotorii in leitender Verbindung stehen. Diese „consensuelle" Pupillenverengerung ist eine Art Mitbewegung. Bei einer Lähmung des N. oculom. ist die Pupille weit, da der Antagonist des Sphincter, der M. dilatator, überwiegt. Elektrische Reizung des N. oculomotorius bei Thieren erzeugt starke Zusammenziehung des Sphincter.

Die Existenz des M. dilatator ist von Einigen, namentlich Grünhagen, bestritten worden, indessen ist er bei vielen Thieren mikroskopisch nachgewiesen. Der M. dilatator wird von Zweigen des Halssympathicus versorgt. Petit beobachtete (1722), dass sich nach Durchschneidung des Sympathicus am Halse die Pupille verengert. Es erschlafft der Dilatator und der Sphincter erhält das Uebergewicht. Biffi sah bei Reizung des Halssympathicus an seinem Kopfende starke Erweiterung der Pupille eintreten. Cl. Bernard bestätigt dies in seinen Versuchen über die Einwirkung des Halssympathicus auf die Kopfgefässe, ebenso Budge. Bei der Reizung des Nerven verengern sich die Gefässe des Kopfes (s. vasomotorische Nerven, S. 106), während sich gleichzeitig die Pupille erweitert. Bernard wies nach, dass die Nervenfasern für den Dilatator auch durch das Ganglion ciliare gehen, da nach Exstirpation desselben alle Reaktionen der Pupille ausbleiben, indem sie eine mittlere Weite beibehält. Die Fasern des Sympathicus treten durch die Radix sympathica oder Radix longa vom Trigeminus zum Ganglion ciliare.

Der Musc. dilatator wird von einem Centrum aus beständig mehr oder weniger stark tonisch erregt. Dieses Centrum liegt ebensowenig wie das der vasomotorischen Nerven in den Ganglien des Sympathicus, sondern im Rückenmark. Budge nimmt ein Centrum ciliospinale im unteren Halsmark und oberen Brustmark an, aus welchem die Nervenfasern des Dilatator mit den vorderen Wurzeln der letzten Hals- und ersten Brustnerven in den Sympathicus treten. Durch dieses Centrum können die Nerven des Dilatator auch reflectorisch erregt werden, namentlich durch schmerzhafte Eingriffe. Reizungen des Darmes (Wurmkrankheit der Kinder) haben oft Erweiterung der Pupillen zur Folge.

Grünhagen hat die Erweiterung der Pupille bei Sympathicusreizung aus der Contraktion der Irisgefässe erklären wollen; aber auch am getödteten Thiere kann die Nervenreizung diesen Erfolg noch haben. Jeder isolirte Sektor der Iris zieht sich dabei in radiärer Richtung zusammen (Heese).

Bei einigen Thieren sieht man nach Durchschneidung des Sympathicus ausser der Pupillenverengerung auch ein Zurücktreten des Bulbus und eine Verengerung der Lidspalte, indem zugleich die Nickhaut, das dritte Augenlid der Thiere, sich mehr vorschiebt. Bei der Reizung des Halssympathicus tritt der Bulbus meist weiter vor, während die Lidspalte sich mehr öffnet. Diese von Bernard beschriebenen Erscheinungen erklären sich nach Heinrich Müller erstens durch die Existenz des Musculus orbitalis, einer Haut aus glatten Fasern, welche die Fissura orbitalis inferior deckt. Der Muskel wird ebenfalls vom Sympathicus versorgt; bei seiner Erschlaffung sinkt das Auge ein, bei seiner Zusammenziehung tritt es vor. Ausserdem befinden sich in dem

oberen und unteren Augenlide glatte Muskelfasern, durch deren Zusammenziehung sich die Lider weiter öffnen und die auch vom Sympathicus versorgt werden. Der krankhafte Zustand des Exophthalmus (Hervortreten des Bulbus) beim Menschen könnte auf Erregungen im Gebiete des Sympathicus beruhen.

Die geringe Wendung des Bulbus nach Innen nach Sympathicusdurchschneidung könnte auch Folge der Erschlaffung des Orbitalmuskels sein. Die Anastomose des Sympathicus mit dem N. abducens kann, wie es Brücke vermuthet, wohl nicht die Ursache sein, zumal bei einem quergestreiften Muskel, dem R. extern.

Accommodationsnerv. — Der N. oculomotorius versorgt im Bulbus ferner den Accommodationsmuskel, den M. ciliaris, der sich im Corpus ciliaris befindet (s. 12. Cap. B. 1. a). Durch die Contraktion dieses Muskels wird das Auge auf Gegenstände in verschiedener Entfernung eingestellt. Bei einer vollständigen Lähmung des Oculomotorius gesellt sich zu den schon genannten Symptomen daher auch das Fehlen der Accommodation.

Mydriatica, Myotica. — Physiologisch interessant, sowie für die Augenheilkunde wichtig sind die Wirkungen einiger Mittel auf die Irismuskulatur. Es giebt Mittel, welche die Pupille erweitern, „Mydriatica", und andere, welche sie verengern, „Myotica". Ein wichtiges Mittel erster Art ist das Atropin (Alkaloid der Belladonna). Eine Lösung, in das Auge eingeträufelt, erweitert die Pupille ad maximum, so dass einfallendes Licht keine Verengerung mehr hervorbringt. Zweitens ist dabei auch die Accommodation vollkommen aufgehoben.

Die Wirkung des Atropins erklärt sich aus einer Lähmung des N. oculomotorius an seinen Enden im M. sphincter pup. und ciliaris. Eine Reizung des Nerven in der Schädelhöhle kann am atropinisirten Auge keine Pupillenverengerung mehr erzeugen (Bernstein und Dogiel). Man kann nachweisen, dass die Fasern des Sphincter nicht gelähmt sind, da sie elektrisch reizbar bleiben. Die Erweiterung der Pupille durch das Atropin ist daher nicht Folge einer Reizung des Dilatators, wie man vielfach geglaubt hat. Ebenso werden durch das Atropin die Nervenenden des Oculomotorius im Musc. ciliaris gelähmt. Dass das Atropin Nervenendapparate lähmt, ist aus anderweitigen Wirkungen desselben bekannt; es lähmt auch die Enden der Hemmungsnerven im Herzen (s. S. 95) und die der Speichelnerven in den Speicheldrüsen (s. S. 177).

In der Augenheilkunde benutzt man das Atropin zur Untersuchung mit dem Augenspiegel, zur Bestimmung der Brechungsverhältnisse des Auges, sowie zu therapeutischen Zwecken.

Die Myotica bewirken, auf das Auge applicirt, eine Verengerung der Pupille. Zu diesen gehört der Extrakt der Calabarbohne (Fraser), einer indischen Leguminose, deren wirksame Substanz das Physostigmin oder Eserin ist, ferner auch das Nicotin und einige andere Mittel. Nach Versuchen von Rosenthal und Hirschmann kann die Sympathicusreizung nach Verengerung der Pupille durch Nicotin oder Calabar dieselbe nicht mehr erweitern, woraus man zu folgern hat, dass diese Mittel die Nervenenden im Dilatator lähmen. Die Fasern des Dilatator sind aber nicht gelähmt, da sie auf elektrische Reizung reagiren. Andere (Grünhagen) haben angenommen, dass diese Mittel einen

Krampf des Sphincter erzeugen, weil die Verengerung eine stärkere ist als nach Sympathicusdurchschneidung. Auch beobachtet man, dass sie nach vorangegangener Sympathicusdurchschneidung noch eine weitere, wenn auch schwächere Verengerung hervorbringen. Für eine Reizung des Sphincter spricht auch der Umstand, dass zugleich ein Accommodationskrampf eintritt, was nur durch Contraktion des Ciliarmuskels erklärt werden kann. Indessen ist der Sphincter nicht ad maximum contrahirt, da die Reaktion auf Licht in diesem Zustand noch stattfindet. Daher ist es wahrscheinlich, dass diese Mittel beiderlei Wirkungen ausüben. Doch bedarf der Gegenstand weiterer Untersuchung. Zu bemerken ist, dass auch dem N. trigeminus beim Frosch sich aus dem Sympathicus pupillenerweiternde Fasern von Ganglion Gasseri beimischen (S. Guttmann). Ist der Sympathicus und Trigeminus beim Kaninchen durchschnitten, so soll Calabar und Nicotin keine weitere Verengerung der Pupille hervorrufen (Hirschmann). Die nach Trigeminusdurchtrennung auftretende Verengerung der Pupille (s. S. 544) ist aber ein complicirtes Phänomen, sie geht bald vorüber. Zu berücksichtigen wäre ferner die etwaige Funktion des Ganglion ciliare, welches möglicherweise den Tonus des Dilatator verstärken könnte. Auch nach Entfernung dieses Ganglion und aller Ciliarnerven soll die Wirkung der Mydriatica und Myotica vorhanden sein (Hensen und Völkers).

Association im Gebiete des Oculomotorius. — Während des Lebens associiren sich dreierlei vom Oculomotorius abhängige Bewegungen in zweckentsprechender Weise. Wenn das Auge auf die Nähe eingestellt wird, so zieht sich zugleich mit dem M. ciliaris auch die Pupille zusammen, und wenn mit beiden Augen ein Gegenstand in der Nähe fixirt wird, so convergiren dabei die Augenaxen durch Contraction der Mm. rect. interni. Die letztere Bewegung hat die anderen immer unmittelbar als eine Art von Mitbewegung zur Folge (s. 12. Cap. B. 1. a). Diese Innervation geschieht von einem gemeinsamen Centrum aus und ist immer eine doppelseitige.

4. Nervus trochlearis (IV).

Der N. trochlearis entspringt mit seinen Wurzeln aus dem oberen Theil des Bodens des vierten Ventrikels und am Boden des Aquaeduct. Sylvii. Seine Fasern kreuzen sich vor ihrem Austritt vollständig; der Nerv tritt aussen an den Grosshirnschenkeln hervor und umschlingt diese, nach innen und vorn zur Augenhöhle ziehend. Er ist ein rein motorischer Nerv für den Musculus obliquus superior des Augapfels. Da dieser Muskel das Auge nach aussen und unten wendet, so stellt sich das Auge bei einer Lähmung des Trochlearis durch den Zug des Musculus obliquus inferior etwas nach aussen und aufwärts. Durch das Schielen in dieser Richtung entstehen Doppelbilder (s. 12. Cap. B. 2. d). Dreht man dem Patienten den Kopf hin und her, so geht das Auge mit und kann einen Gegenstand im Gesichtsfelde nicht festhalten.

5. Nervus abducens (VI).

Dieser seinem Ursprung nach als sechster Gehirnnerv benannte Nerv schliesst sich seiner Funktion nach dem vorangegangenen an. Er entspringt aus einem Kern an der vorderen Grenze des vierten Ventrikels, am Boden desselben, und tritt zwischen Pons und Pyramiden hervor. Im Sinus cavernosus mischen sich ihm Fasern des Sympathicus und Trigeminus bei. Ursprünglich ist er ein rein motorischer Nerv; er innervirt den Musculus rectus externus. Bei der Lähmung des Abduceus ist daher das Auge des Patienten stark nach innen gewendet (Strabismus convergens).

6. Nervus trigeminus (V).

Der Nervus trigeminus ist ein gemischter Nerv, welcher mit einer Portio minor, der motorischen Wurzel, und einer Portio major, der sensiblen Wurzel, entspringt. Die Portio minor kommt, entsprechend ihrer motorischen Funktion, aus einem Kern grosser Ganglienzellen am Boden des vierten Ventrikels in der Nähe der Raphe. Die Portio major hat einen sehr ausgedehnten Ursprung, vom Pons durch die Formatio reticularis der Med. obl. bis zu den Hinterhörnern des oberen Halsmarks. Da diese Wurzel eine sensible ist, so hat man anzunehmen, dass die Fasern derselben sich daselbst in Endbäumchen auflösen. Das Ursprungsganglion der Portio major ist der Entwicklung nach das Ganglion Gasseri, an der Spitze des Felsenbeins liegend, welches einem Spinalganglion analog nur mit der sensiblen Wurzel in Verbindung steht. Aus diesem weiten Ursprungsgebiete oder besser Endkerne der Portio major erklären sich die ausgedehnten Reflexbeziehungen des Nerven.

Der Stamm des Nerven theilt sich in drei grosse Aeste, von denen der erste zu der Augenhöhle und Stirn, der zweite durch das Foramen rotundum zur Oberkiefergegend und der dritte durch das Foramen ovale zur Unterkiefergegend zieht. Der dritte enthält die motorischen Zweige. Er versorgt die Kaumuskeln, die Mm. masseter, temporalis, pterygoideus ext. und int., mylohyoideus, und den vorderen Bauch des M. digastricus (während der hintere vom Facialis versorgt wird). Er giebt ferner unterhalb des Foramen ovale durch das daselbst an seiner Innenseite liegende Ganglion oticum tretende Nervenfäden für den M. tensor palati mollis und tensor tympani ab.

Die sensiblen Fasern der drei Aeste versehen alle Theile des Gesichts von der Stirn bis zum Unterkiefer und nach hinten bis zum Rande der Ohrmuschel, während die hintere Fläche der Ohrmuschel Zweige aus den Halsnerven empfängt. Ebenso wie die Haut werden auch alle innere Organe des Gesichts vom Trigeminus mit Sensibilität ausgestattet. Dazu gehören der Bulbus, die Conjunctiva, die Mund- und Nasenschleimhaut, die Zähne, der äussere Gehörgang. Im Munde reicht das Gebiet des Trigeminus bis zum Gaumensegel und der Zungenwurzel, wo sich seine Fasern mit denen des N. vagus und glossopharyngeus mischen. In der Nasenhöhle versieht er die Regio respiratoria bis zu den Choanen und grenzt nach oben an die Region des N. olfactorius. Den äusseren Gehörgang versorgt er bis zum

Trommelfell, welches sensible Fasern vom Ramus auricularis nervi vagi empfängt.

Die wesentlichen Störungen, welche bei einer Lähmung des Trigeminus am Menschen oder nach Durchschneidung desselben bei Thieren auftreten, folgen unmittelbar aus den schon genannten Funktionen. Bei einer einseitigen Trigeminuslähmung sind erstens die Kaumuskeln auf einer Seite gelähmt; die Kaubewegung ist daher sehr beeinträchtigt, da der Unterkiefer in schiefer Richtung nach der gesunden Seite hin aufwärts bewegt wird. Daher findet man nach einiger Zeit, dass die Kauflächen der Zähne in schräger Richtung abgeschliffen sind. Auch die Schling- und Sprechbewegungen sind gestört, erstere durch Lähmung des M. mylohyoid., letztere durch Lähmung der Kiefermuskeln und des Tensor palat. moll. Die Lähmung des Tensor tympani kann auch Gehörsstörungen verursachen.

Zu diesen durch motorische Lähmungen verursachten Erscheinungen gesellen sich zweitens ausgedehnte Anästhesien. Die ganze Gesichtshaut ist auf der kranken Seite von der oberen Stirngegend bis zum Unterkieferrand und zur Ohrmuschel unempfindlich gegen Tastreize und schmerzhafte Eingriffe. Die Sensibilität schneidet in der Mittellinie scharf ab. Wenn die Patienten ein Glas an den Mund setzen, so scheint es ihnen, als ob dasselbe in der Mitte durchgeschnitten wäre.

Reflectorischer Lidschluss. — Die Conjunctiva und der Bulbus sind bei Trigeminuslähmung ebenfalls unempfindlich. Bei Berührung derselben tritt der reflectorische Lidschluss nicht mehr ein. Dieser Reflex wird durch die Centra im verlängerten Mark vom Trigeminus auf den N. facialis übertragen, welcher die Mm. orbiculares palpebrarum innervirt. Der Lidschluss erfolgt spontan und periodisch, beim Menschen mehrere Male in der Minute und in beiden Augen gleichzeitig. Wie es scheint, wird er vornehmlich durch den Reiz der Luft oder der Verdunstung hervorgerufen. Offenbar ist dieser Reflex von grosser Bedeutung für das Auge, da er nicht bloss zum Schutz desselben gegen gelegentliche Insulte, sondern auch dazu dient, um die Thränenflüssigkeit gehörig zu verbreiten und die Cornea dadurch feucht und durchsichtig zu erhalten.

Verhalten des Trigeminus zum Bulbus. — Bei Thieren hat man namentlich das Verhalten des Bulbus nach Durchschneidung des Trigeminus studirt. Mageudie hat an Kaninchen zuerst den Trigeminus intracraniell durchschnitten; Bernard hat für diese Operation ein sehr geeignetes Instrument angegeben, mit dessen messerförmiger Spitze man zwischen Gehörgang und Unterkiefergelenk durch die Schädelwand zur Spitze des Felsenbeins vordringt und dort den Nerven ohne anderweitige Verletzung durchschneidet. Ist die Operation gut gelungen, so beobachtet man neben den schon genannten Folgen am Auge einen auffallenden Exophthalmus. Das Auge tritt weit hervor, die Lider sind weit geöffnet. Berührung des Bulbus mit einer Sonde hat keinen Lidreflex zur Folge. Ferner bemerkt man die schon oben erwähnte starke Pupillenverengerung. Diese wird zum Theil wohl durch die Trennung von sympathischen Fasern des Dilatator im Trigeminus verursacht; da sie aber schon nach wenigen Stunden beträchtlich nachlässt, so hat man sie auch als eine reflectorische durch Reizung des Oculomotorius vom Trigeminus aus aufgefasst. Indess ist sie nicht hinreichend erklärt.

Wenn man die Thiere längere Zeit erhält, so sieht man zuerst eine Trübung der Cornea, dann eine Entzündung und Vereiterung derselben und des ganzen Bulbus eintreten, so dass schliesslich nur ein bindegewebiger Stumpf desselben zurückbleibt. Diese sog. Trigeminus-Ophthalmie ist vielfach Gegenstand der Untersuchung gewesen. Man glaubte aus diesen Vorgängen folgern zu können, dass der Trigeminus sog. trophische Nervenfasern besitze und sah hierin einen Beweis für das Vorhandensein trophischer Nerven überhaupt, durch deren directen Einfluss die Ernährung der Gewebe beherrscht werde. Diese von Bernard und Anderen vertretene Ansicht wurde aber bald durch Versuche von Snellen erschüttert. Snellen zeigte, dass die Ursache der Ophthalmie durch die Anästhesie des Bulbus erklärt werden kann, weil die Thiere denselben nicht gegen mechanische und anderweitige Insulte, eindringenden Staub und Entzündungserreger, zu schützen vermögen, weder durch reflectorischen Lidschluss noch durch zweckmässige Abwehrbewegungen. Um diesen natürlichen Schutz zu ersetzen, nähte er erstens die Augenlider zusammen; aber auch hiernach trat, wenn auch später, die Ophthalmie ein, weil die Thiere, da die Augenlider in diesem Falle auch unempfindlich waren, Stösse gegen das Auge nicht vermeiden konnten. Von Erfolg dagegen war das Vornähen der Ohrmuschel vor das Auge und zwar mit der hinteren Fläche nach aussen, weil diese, von den Cervicalnerven versorgt, empfindlich bleibt, so dass das Thier hierdurch im Stande ist, Insulte abzuwehren. Ebenso kann man das Auftreten der Ophthalmie durch Aufsetzen einer Schutzbrille aus Drahtgeflecht verhindern (Cohnheim und Schieferdecker). Es kann hiernach keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Ophthalmie nach der Trigeminusdurchschneidung durch äussere Schädlichkeiten herbeigeführt wird, wahrscheinlich durch die mit den Insulten in das verletzte Epithel und Gewebe eindringenden entzündungserregenden Keime. Nichtsdestoweniger haben manche Physiologen und Pathologen an der Annahme trophischer Einflüsse des Nerven festgehalten. Bernard hatte von Fällen berichtet, in denen der Bulbus zwar unempfindlich war, aber die Ophthalmie doch nicht auftrat; er gab ferner an, dass, wenn man den Nerv zwischen Hirn und Ganglion Gasseri durchschneide, die Ophthalmie ausbleibe, trotzdem die Anästhesie eine vollkommene ist. Dieser letztere Versuch bedarf der Wiederholung, obwohl sein Ergebniss von Schiff bestritten ist; denn nach unseren jetzigen Kenntnissen müssen wir vermuthen, dass in solchem Fall der periphere sensible Stumpf nicht degenerirt. Auch Meissner gab an, dass partielle Durchschneidungen des Nerven, welche den Bulbus anästhetisch machen, nicht immer Ophthalmie zur Folge haben. Die Angabe von Sinitzin, dass nach Exstirpation des oberen Halsganglion des Sympathicus in Folge der Gefässerweiterung die Ophthalmie nicht eintrete, ist widerlegt. Hingegen wäre es denkbar, dass die Degeneration des Nerven bis in seine Enden einen günstigen Boden für die Entstehung der Entzündung im Gewebe schaffe. Auch die Atrophie der Thränendrüse, die der Durchschneidung folgt, kann wohl nicht ohne Einfluss auf den Process sein. Im Uebrigen ist der Beweis für die Existenz besonderer trophischer Nervenfasern hiermit nicht geführt.

Dass beim Menschen die Ophthalmie seltener auftritt, kann wohl aus mancherlei Gründen erklärt werden; besonders wichtig scheint es,

dass der periodische Lidschluss beim Menschen ein doppelseitiger, synchronischer ist, und so auch bei Trigeminuslähmung Schutz gewähren kann.

Verhalten zur Mund- und Nasenhöhle. — An Kaninchen hat man auch Entzündungen und Eiterungen der Mund- und Zungenschleimhaut nach Trigeminusdurchschneidung vorgefunden. Hier ist es ersichtlich, dass sie von Verletzungen durch die Zähne beim Kauen herrühren, da die Thiere den Biss nicht fühlen. Die Unempfindlichkeit der Nasenhöhle giebt sich bei Trigeminusdurchschneidung dadurch zu erkennen, dass man eine Sonde tief in den Nasengang einführen kann, ohne Reaktion hervorzurufen. Ein von der Nasenschleimhaut ausgelöster Reflex ist das „Niesen“ (s. S. 125). Derselbe wird durch Fremdkörper, durch angesammeltes Sekret oder Gerüche hervorgebracht und besteht in einer stossweisen Exspiration bei vorübergehend geschlossener Mundhöhle, wodurch die Massen aus der Nase herausbefördert werden. Dieser zweckmässige Reflex wird vom Trigeminus auf die Respirationsnerven übertragen. Er hört auf, sobald der Nerv durchschnitten ist. Daraus erklären sich wohl die in solchen Fällen auf der Nasenschleimhaut beobachteten Entzündungen.

Obwohl der Trigeminus an sich mit der Geruchsempfindung nichts zu thun hat, welche dem Olfactorius zukommt, so bemerkt man doch, dass nach dessen Durchschneidung scharf riechende Substanzen nicht mehr unangenehm empfunden werden. Hält man dem operirten Thier ein Schälchen mit Ammoniak unter die Nase, während man das Nasenloch der gesunden Seite zudrückt, so reagirt es dagegen nicht, während es bei ganz offener Nase heftig reagirt. Daraus geht hervor, dass scharf ätzende Dämpfe ausser auf den Olfactorius auf den Trigeminus einwirken, aber wohl keine specifische Geruchsempfindung durch ihn anregen.

Auch mit dem Geschmackssinne steht der Trigeminus in einer gewissen Beziehung. Während der N. glossopharyngeus der eigentliche Geschmaksnerv für den grössten Theil der Zungenfläche ist, führt der Ramus lingualis des Trigeminus der Zungenspitze einige Geschmacksfasern zu. Bei der Lähmung desselben hat man zuweilen Beeinträchtigung des Geschmacks an der Zungenspitze beobachtet. Nach Versuchen von Bernard empfängt der Lingualis diese Geschmaksfasern aus der Chorda tympani, welche vom N. facialis kommt, und da diese wieder mit dem Glossopharyngeus durch den N. Jacobsonii anastomosirt, so können die Geschmacksfasern ebenso wie die Secretionsfasern der Unterkieferdrüse schliesslich aus dem Glossopharyngeus stammen. Im Uebrigen ist anzunehmen, dass scharf schmeckende ätzende Substanzen, wie stärkere Säuren u. s. w. auch zugleich auf den Lingualis wirken.

Secretions- und Gefässnerven des Trigeminus. — Der Trigeminus enthält endlich Secretions- und Gefässnerven und nimmt solche in seinem Verlauf aus dem Facialis und Sympathicus auf. Unter den Secretionsnerven ist ihm der für die Thränendrüse, der N. lacrymalis aus dem ersten Ast, ursprünglich zugehörig, wozu sich aus dem zweiten Ast der N. subcutan. malae hinzugesellt. Die Erregung der Thränensecretion beim Weinen durch Schmerzgefühl und Gemüthsbewegungen ist ein reflectorischer Akt höherer Ordnung, welcher durch gewisse Hirncentra, subcorticale und corticale, vermittelt wird (s. S. 261).

Durch Anastomosen aus dem Gebiet des Facialis erhält der Trigeminus Secretionsnerven: 1. durch die Chorda tympani zum N. lingualis, in welcher die Secretionsfasern für die Glandula submaxillaris verlaufen, und 2. durch den N. petrosus superfacialis minor, welcher vom Facialis zum Ganglion oticum zieht, das die Secretionsfasern weiter zum N. auriculo-temporalis aus dem zweiten Trigeminusast an die Glandula Parotis abgiebt (s. S. 173, 174).

Dass der Trigeminus auch Gefässnerven führt, ist schon gelegentlich erwähnt worden. Es mischen sich ihm vasomotorische Fasern aus dem Sympathicus bei, und er empfängt durch die Chorda tympani vasodilatatorische Fasern zur Unterkieferdrüse und Zungenschleimhaut und ebensolche vom N. petrosus sup. min. zur Parotis (s. S. 110, 112).

7. Nervus facialis (VII).

Der Nervus facialis, ein motorischer Nerv, entspringt aus einem Kern grosser Ganglienzellen im oberen Abschnitt des verlängerten Markes am Boden des vierten Ventrikels. Er tritt an der Hirnbasis hinter dem Pons mit dem Acusticus zusammen hervor; ein zwischen ihnen liegendes Bündel, der Nerv. intermedius Wrisbergii soll aus dem Kern des N. glossopharyngeus herstammen. Das subcorticale Centrum des Facialis ist durch sich kreuzende Fasern mit der Hirnrinde verbunden.

Facialis und Acusticus treten in den Meatus auditorius internus ein. Der N. facialis und intermedius gehen durch den Canalis Fallopiae, der eine S-förmige Krümmung macht. An der ersten Krümmung geht von dem dort liegenden Ganglion geniculatum der N. petrosus superficialis major ab und zieht durch den Canalis vidianus zum Ganglion sphenopalatinum; er versorgt durch die Nn. palatini descendentes den M. levator palati mollis und M. azygos uvulae. Er giebt ferner am Ganglion geniculatum den schon beim Trigeminus erwähnten N. petrosus superficialis minor ab, welcher zum Ganglion oticum zieht und die Secretionsfasern für die Parotis führt. Ueber der Trommelhöhle giebt der Facialis den Nerv. stapedius zum M. stapedius ab und die durch die Trommelhöhle hindurchgehende Chorda tympani, welche sich nach ihrem Austritt durch die Fissura Glaseri an den N. lingualis anlegt. Nach seinem Austritt aus dem Foramen stylomastoideum versorgt der Facialis, sich in drei Aeste theilend, die Gesichtsmuskeln; die äusseren Ohrmuskeln, den M. stylohyoideus, den hinteren Bauch des M. digastricus, den M. buccinator und das Platysma.

Der Facialis ist seiner Funktion nach besonders mimischer Nerv, da er die mimischen Muskeln innervirt, welche durch ihr Spiel dem Gesichte Ausdruck verleihen. Er ist durch diese an den Sprechbewegungen wesentlich betheiligt. Durch die Innervation der Gaumenmuskeln, der Mm. stylohyoid. und digastr., nimmt er an der Schlingbewegung Theil.

Bei einer Lähmung des N. facialis auf einer Seite werden die Weichtheile des Gesichts, Mundspalte und Nasenspitze, nach der gesunden Seite hin verzerrt, eine Erscheinung, die bereits oben (S. 497) durch mangelnden Antagonismus und Atrophie auf der kranken Seite gedeutet worden ist. Bei der sehr seltenen doppelseitigen Lähmung

des Nerven nimmt das Gesicht einen starren Ausdruck an; es macht den Eindruck einer Maske, da sich die Bulbi in den offenstehenden Lidspalten hin und her bewegen. Die Augenlider bleiben bei der Facialislähmung auch im Schlafe offen, der Lidreflex fällt fort. Trotzdem hat man nach Durchschneidungen des Facialis bei Thieren keine Ophthalmie beobachtet (Bernard), woraus hervorgeht, dass der fehlende Lidreflex allein nicht die Ursache der Trigeminus-Ophthalmie sein kann. Die Thiere wissen sich, da der Bulbus empfindlich bleibt, auch ohne Lidreflex hinreichend gegen Insulte zu schützen. Auch Schlingbeschwerden und Störungen beim Sprechen sind bei der Facialislähmung vorhanden. Das Kauen ist indirect dadurch beeinträchtigt, dass die Speisen leicht zwischen Lippen, Wangen und Zähnen stecken bleiben, weil die Muskeln des Mundes und der Buccinator gelähmt sind.

Die Nasenflügel können bei der Athmung nicht mehr bewegt werden und fallen daher bei der Inspiration zusammen, anstatt sich zu erweitern. Pferde ersticken nach doppelseitiger Facialisdurchschneidung leicht, da sie nur durch die Nase athmen können.

Die Aeste des Facialis mischen sich im Gesicht vielfach mit denen des Trigeminus und werden dadurch sensibel; sie erhalten auch durch umbiegende Trigeminusfasern rückläufige Sensibilität (s. S. 478). Ursprünglich ist der Nerv rein motorisch und daher in der Schädelhöhle unempfindlich (Bernard). Im Canalis Fallopiae empfängt er sensible Fasern durch Anastomose mit dem N. vagus und glossopharyngeus; der N. glossopharyngeus sendet auch eine Anastomose durch die Trommelhöhle zum N. petros. sup. min., den Nervus tympanicus (Jacobson'sche Anastomose), welcher Secretionsnerven für die Parotis enthält (s. S. 174).

8. Nervus acusticus (VIII).

Der Nervus acusticus entspringt aus zwei Kernen, einem ventralen zwischen Kleinhirnschenkel und Corpus restiforme, und einem dorsalen am Boden des vierten Ventrikels innen vom Corpus restiforme. Von beiden ziehen Fasern als Striae acusticae quer zur Raphe, wo sie sich kreuzen und wahrscheinlich zur Hirnrinde wenden. Der dorsale Kern sendet Fasern zum Kleinhirn; auch mit dem oberen Theil der Olive steht er in Verbindung.

Der Nervus acusticus ist Sinnesnerv für die Gehörsempfindungen. Diese Function kommt dem Ramus cochlearis, der die Schnecke versorgt, ausschliesslich zu. Der Ramus vestibularis dagegen hat ausserdem noch durch seine Verbreitung in dem Utriculus und den Bogengängen die Funktion, Gleichgewichts- und Bewegungsempfindungen zu vermitteln, worüber schon oben im Zusammenhang mit der Coordination der Bewegungen (s. S. 534) berichtet ist. Es ist wohl zu vermuthen, dass die zum Kleinhirn gehenden Fasern letzterer Funktion dienen.

Vom Acusticus können gewisse Reflexe im Gebiete des Facialis, Trigeminus und anderer Nerven ausgelöst werden. Die Contraktionen des Tensor tympani und M. stapedius erfolgen reflectorisch nach Schall-

erregungen (Hensen). Plötzliche starke Schallerregungen verursachen oft reflectorisches Zucken der Körpermuskeln.

9. Nervus glossopharyngeus (IX).

Der Nervus glossopharyngeus entspringt aus einem grauen Kern in der unteren Hälfte des verlängerten Markes. Er ist ein gemischter Nerv und setzt sich aus einer motorischen und einer sensiblen Wurzel zusammen, welche das Ganglion petrosum besitzt.

Seine motorischen Fasern versorgen die Muskeln des Schlundkopfes, die Constrictores pharyngis, die Mm. glossopalatini und pharyngopalatini, den M. stylopharyngeus. Mit den motorischen Fasern des Vagus zusammen innervirt er den Schlundkopf und ist daher bei dem Schlingeakt wesentlich betheiligt. Die Erregung des Nerven erfolgt beim Schlingen reflectorisch, sobald der Bissen die Schleimhaut des Schlundes berührt (s. S. 208).

Die sensiblen Fasern des Nerven breiten sich auf der Zunge, dem weichen Gaumen und Schlundkopf aus. Sie dienen erstens dem Geschmackssinn und stehen auf der Zungenschleimhaut mit den Geschmackspapillen (s. 12. Cap. E.) in Verbindung. Nach Ausreissung des Nerven auf beiden Seiten bei Katzen sah Panizza, dass dieselben mit Coloquinten versetzte Milch tranken. Der bittere Geschmack wird daher unstreitig durch diesen Nerven allein vermittelt. Die Geschmacksfasern des Lingualis an der Zungenspitze für den sauren Geschmack stammen vielleicht auch aus den Anastomosen mit dem Glossopharyngeus (s. oben).

Ausser den Geschmacksfasern führt der Glossopharyngeus zweitens auch sensible Fasern, welche sich im weichen Gaumen mit denen des Trigeminus und im Pharynx mit denen des Vagus mischen. Ob die Reizung des Nerven in der Schädelhöhle schmerzhaft ist, ist fraglich. Man nimmt an, das seine sensiblen Fasern neben denen des Vagus bei gewissen abnormen Erregungen Ekelempfindungen erzeugen und reflectorisch Würgbewegungen und Erbrechen hervorrufen. Letzteres kann auch durch schlechte, unangenehme Geschmacksempfindungen herbeigeführt werden.

10. Nervus vagus (X) und 11. Nervus accessorius (XI).

Diese Nerven entspringen mit vielen Wurzeln aus dem verlängerten Mark und Halsmark, von denen die oberen, mit dem Ganglion jugulare versehen, den Nervus vagus, die tieferen den Nervus accessorius bilden. Sie vereinigen sich zu dem gemeinsamen Stamm des Nerv. vago-accessorius. Die Vaguswurzel, welche das Ganglion bildet, enthält demnach centripetale Fasern, die Accessoriuswurzel dagegen centrifugale Fasern, was sich auch physiologisch vollkommen bestätigt. Die Kerne der Accessoriusfasern liegen in dem lateralen Theile der Vorderhörner und bestehen aus grossen Ganglienzellen, welche den Centren der vorderen Wurzel entsprechen. Der sensible Endkern des Vagus liegt am Boden des vierten Ventrikels oberhalb der Spitze des Calamus scriptorius, medial von der Ala cinerea.

Der Nervus vagus und accessorius bilden einen Complex von Nerven verschiedenartiger Funktion. Sie enthalten:

a) Motorische Nerven für die Nacken- und Halsmuskeln, welche dem Accessorius angehören.

b) Sensible Fasern im R. auricularis für Trommelfell und Gehörgang.

c) Motorische Fasern im Ramus pharyngeus für die Muskeln des Schlundkopfes, des weichen Gaumens und des oberen Theiles des Oesophagus. Daher ist der Vagus beim Zustandekommen der Schlingbewegung wesentlich betheiligt.

d) Sensible und motorische Fasern im Nervus laryngeus superior. Derselbe versorgt die Schleimhaut des Kehlkopfes mit sensiblen Nerven und giebt einen motorischen Ast an den M. cricothyreoideus ab, welcher die Stimmbänder spannt (s. S. 411). Ueber den Einfluss des Nerven auf die Athmung und den von ihm ausgelösten Hustenreflex siehe bei der Innervation der Athmung (s. S. 165).

e) Motorische Fasern im Nervus laryngeus inferior, erstens für alle übrigen Muskeln des Kehlkopfes, die Verengerer und Erweiterer der Stimmritze und den Erschlaffer der Stimmbänder (s. S. 410), und zweitens für den ganzen Oesophagus.

Nach Durchschneidung beider N. vagi am Halse tritt bei Thieren Stimmlosigkeit ein. Die Verengerer der Stimmritze stammen nach Versuchen von Bischof und Bernard aus dem N. accessorius, da nach Ausrottung der Wurzeln desselben auch Stimmlosigkeit eintritt.

Bernard giebt ferner an, dass die Nerven für die Erweiterer der Stimmritze aus den Vaguswurzeln stammen. Er nennt desshalb den Vagus den Respirationsnerv, den Accessorius den Stimmnerv des Kehlkopfes. Wenn letzteres richtig ist, so nehmen diese Fasern der Vaguswurzeln an der Bildung der Ganglien wahrscheinlich nicht Theil. Nach Durchschneidung der Vaguswurzeln sah Bernard eine dauernde Verengerung der Stimmritze eintreten. — Auch einige sensible Fasern sind im Laryngeus inferior enthalten, welche reflectorisch auf die Athmung einwirken können.

f) Die Hemmungsnerven des Herzens in den Rami cardiaci, welche die Herzbewegung reguliren. Auf Reizung derselben tritt Stillstand der Herzpulsationen ein. Ihre Funktion und Bedeutung ist bei der Innervation der Herzbewegung ausführlich dargestellt (s. S. 94). Sie stammen nach Versuchen von Heidenhain aus den oberen Wurzeln des N. accessorius.

g) Centripetalleitende Nerven in den Rami pulmonales, welche auf die Athembewegungen regulatorisch einwirken. Die Funktion dieser Nerven ist bei der Innervation der Athmung ausführlich behandelt (s. S. 162). Es sind ferner in den Pulmonalästen des Vagus auch motorische Fasern für die Bronchialmuskeln enthalten.

h) Die Rami splanchnici, welche zu dem Magen und Dünndarm gehen und sich durch den Plexus coeliacus mit dem Sympathicus verbinden. Dieselben enthalten motorische Fasern für die Muscularis des Magens, da bei Reizung des Stammes am Halse peristaltische Contraktionen des Magens entstehen. Der Vagus giebt ferner sensible Fasern an den Magen ab. Man schreibt den sensiblen Nerven des Magens die Eigenschaft zu, durch abnorme Reizung reflectorisch Ekel-

empfindung und Brechbewegung hervorzurufen. Ob diese Nerven dem Vagus oder Sympathicus angehören, ist nicht entschieden.

Die Mechanik des Brechaktes besteht darin, dass erstens durch Contraktion der Bauchmuskeln und des Zwerchfells ein starker Druck auf den Magen ausgeübt wird, dass zweitens peristaltische Zusammenziehungen der Magenwände stattfinden und drittens die Cardia sich öffnet, während sich zugleich die longitudinalen Fasern des Oesophagus verkürzen. Die Innervation der hierbei betheiligten Nerven geht vom verlängerten Mark aus, in welchem man ein sog. Brechcentrum angenommen, das sich aber aus mehreren coordinirt thätigen Centren zusammensetzt.

Das Erbrechen kann nicht nur reflectorisch vom Magen oder dem Schlundkopf aus erregt werden, sondern auch durch die Einwirkung der Brechmittel auf die Centra des verlängerten Marks, sowie durch Reizung und Verletzung desselben und anderer Hirnabschnitte. Die Brechmittel (Tartarus stibiatus, Apomorphin etc.) wirken nicht nur vom Magen aus, sondern auch wenn sie in das Blut eingespritzt werden. Sie erregen also das Brechcentrum direct, und dies ist wohl auch meist der Fall, wenn sie vom Magen aus resorbirt werden. Auch nach Durchschneidung der beiden Nn. vagi tritt Erbrechen ein, wenn Brechmittel in den Magen gebracht werden.

Magendie zeigte, dass nach Eröffnung der Bauchhöhle bei Hunden die durch Tartar. stib. erzeugten Brechbewegungen den Mageninhalt nicht mehr herausbefördern können, weil die Peristaltik des Magens allein hierzu nicht genügt. Dagegen kann ohne diese die Bauchpresse allein den Mageninhalt entleeren. Er verband an Stelle des Magens eine gefüllte Blase mit dem Oesophagus, nähte die Bauchdecken zu und sah nach Einspritzung von Tartar. stib. ins Blut die Entleerung der Blase eintreten.

Eine Einwirkung des N. vagus auf die Secretion des Magensaftes ist nicht mit Bestimmtheit darzuthun. Jedenfalls findet die Secretion und Verdauung auch nach Trennung des Nerven noch statt (s. S. 182).

Folgen der Durchschneidung. — Die Durchschneidung des Vagus am Halse auf beiden Seiten hat mannigfache Störungen zur Folge, welche schliesslich zum Tode führen. Erstens entsteht eine starke Vermehrung der Herzpulsationen, zweitens eine Verlangsamung, Erschwerung und Vertiefung der Athembewegungen (s. S. 162), und drittens entwickelt sich bald eine Entzündung der Lungen, die Vagus-Pneumonie, welche die eigentliche Todesursache zu sein scheint. Diese Pneumonie hat man längere Zeit als einen Beweis für das Vorhandensein trophischer Nervenfasern in den Lungenästen angesehen und ihr Auftreten aus einer Ernährungsstörung zu erklären gesucht. L. Traube hat aber bewiesen, dass es sich hierbei um eine sog. Fremdkörper- oder Aspirations-Pneumonie handelt. Dieselbe entsteht dadurch, dass nach beiderseitiger Nervendurchschneidung die Glottis gegen das Eindringen von Schleim und Speiseresten aus dem Rachen nicht mehr durch Schluss reagirt. Man findet nach dem Tode in den Bronchien die entzündungserregenden Fremdkörper in erheblichen Mengen vor. Das Eindringen derselben wird dadurch begünstigt, dass auch der Oesophagus gelähmt ist, so dass das aufgenommene Futter

in demselben stecken bleibt, und ferner dadurch, dass durch die verstärkten Inspirationen die fremden Massen leichter in die Trachea aspirirt werden. Setzt man eine Trachealkanüle ein, so dass nichts aus dem Rachen in die Trachea gelangen kann, so bleibt die Vagus-Pneumonie aus, und die Thiere gehen später an anderweitigen Störungen zu Grunde. Ist nur ein Vagus durchschnitten, so treten alle diese Folgen nicht ein, da der andere Nerv die Funktionen allein versehen kann.

12. Nervus hypoglossus (XII).

Der Nervus hypoglossus entspringt aus einem ventral gelegenen Kerne im unteren Theile des verlängerten Markes. Der Kern besteht aus grossen Ganglienzellen, deren Nervenfortsätze die Wurzelfasern des Nerven bilden. Die Wurzeln durchbrechen in centraler Richtung das Mark zwischen Pyramide und Olive und treten in der Fortsetzung der vorderen Seitenfurche des Markes heraus.

Der Nervus hypoglossus ist ein rein motorischer Nerv. Er versorgt die Muskeln der Zunge, den M. hyoglossus, styloglossus, genioglossus und transversus linguae, ferner den M. geniohyoideus und thyreohyoideus. Der Ramus descendens hypoglossi steigt am Halse herab und vereinigt sich mit Anastomosen der Cervicalnerven, enthält daher auch sensible Fasern. Reizung des centralen Stammes in der Schädelhöhle verursacht keinen Schmerz (Longet); im Verlauf mischen sich demselben sensible Fasern aus den Cervicalnerven und vielleicht auch aus dem Vagus und Trigeminus bei. Die Zungenäste des Nerven sind unempfindlich, so dass die meisten sensiblen Fasern in den R. descendens zu treten scheinen.

Die Funktion des Nerven besteht vornehmlich in der Innervation der Zungenmuskulatur beim Essen, Trinken, Saugen, Schlingen und Sprechen. Bei einer einseitigen Lähmung des Hypoglossus liegt die Zunge in der Ruhe im Munde, an der kranken Seite convex gekrümmt, weil die Längsmuskeln auf der gesunden Seite überwiegen; beim Herausstrecken wendet sie sich mit der Spitze nach der kranken Seite, weil die Quermuskeln, welche diese Bewegung ausführen, nur auf der gesunden Seite agiren. Das Kauen ist bei der Lähmung des Nerven desshalb erschwert, weil die Zunge die Aufgabe hat, den Bissen unter die Zähne zu schieben. Auch die Schlingbewegung ist in ihrem ersten Akte, bei welchem die Zunge gegen den harten und weichen Gaumen gehoben wird, wesentlich beeinträchtigt. Insbesondere sind bei der Hypoglossuslähmung die Sprechbewegungen in hohem Grade gestört.

Das subcorticale Centrum des Hypoglossus in der Med. obl. steht mit corticalen Centren in der vorderen Centralwindung und der unteren Stirnwindung (Insula Reilii) in Verbindung. Vom Hypoglossuskern gehen Fasern ab, welche sich in der Raphe kreuzen und durch Pons, Hirnschenkel und innere Kapsel zur Hirnrinde ziehen. Die Sprachbahn verläuft von der unteren Stirnwindung aus. Bei Sprachstörungen können die übrigen Bewegungen der Zunge erhalten sein (s. S. 521).

D. Das sympathische Nervensystem.

Bau desselben. — Das anatomische und physiologische Verhalten des Nervus sympathicus rechtfertigt es, ihm eine besondere Stellung anzuweisen. Er unterscheidet sich von allen anderen Nerven dadurch, dass er sich über alle Theile des Körpers ausbreitet, mit allen übrigen Nerven Verbindungen eingeht und in seinem Verlauf, wie kein anderer Nerv, mit einer sehr grossen Zahl von Ganglien ausgestattet ist, woher er auch der Gangliennerv genannt wurde. Da seine grossen Aeste vornehmlich die Eingeweide und Gefässe versorgen, so hat man ihn auch als „vegetativen Nerven" bezeichnet. Diese Verbreitung theilt er nur noch mit den Eingeweideästen des N. vagus, zu dem er in näherer Beziehung steht. Bei niederen Fischen (Myxinoiden) ersetzt der Vagus den Sympathicus.

Der Stamm des N. sympathicus wird vom Grenzstrange gebildet. Dieser begleitet zu beiden Seiten die Wirbelsäule, ist mit einer Reihe von Ganglien ausgestattet und steht mit allen austretenden Cerebrospinalnerven durch Rami communicantes in Verbindung. Von jedem Ganglion geht ein Ramus communicans zur Vereinigungsstelle der Wurzeln eines Rückenmarksnerven. Die Fasern des Ramus communicans verlaufen theils in peripherer Richtung mit dem Stamm des Rückenmarksnerven, theils in centraler Richtung durch die vordere und hintere Wurzel zum Rückenmark. Die Fasern des Grenzstranges selbst durchlaufen nur kurze Strecken seiner Länge meist nach unten, in geringerer Zahl nach oben, um in Rami communicantes einzutreten oder sich zu peripheren Aesten des Grenzstranges zu sammeln. Auf diesem Wege treten sie zu den Ganglien des Grenzstranges in Beziehung.

Die älteren Anatomen und Physiologen hielten die Ganglien des Sympathicus für die anatomischen und physiologischen Centra desselben. Es ist aber durch das Experiment nachgewiesen worden, dass der grössere Theil der physiologischen Centra des Nerven im Gehirn und Rückenmark liegt, namentlich für die sympathischen Nerven der Gefässe und vieler glatter Muskeln des Darmes, der Harn- und Geschlechtsorgane und anderer Organe. Dagegen haben die Ganglien des Herzens, des Darmes, welche man dem Gebiete des Sympathicus zurechnen muss, eine gewisse centrale Funktion bewahrt, so dass man ihnen die Eigenschaft automatischer und reflectorischer Centra zuspricht (s. S. 92, 211). Die Ganglien des Grenzstranges hingegen haben nicht die Eigenschaft physiologischer Centra, in denen automatische oder reflectorische Erregungen ausgelöst werden. Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, dass diese Ganglien die Funktion trophischer Centra besitzen. Waller und Küttner haben gefunden, dass nach einer Durchschneidung des Ramus communicans der mit dem Ganglion verbundene Stumpf nicht degenerirt, wohl aber die Fasern des mit dem Rückenmarksnerven verbundenen Stumpfes. Uebereinstimmend hiermit sind die neueren Untersuchungen von W. His über die Entwicklung des Sympathicus. Derselbe entsteht wie die Spinalganglien und die sensiblen Nerven aus einer selbstständigen Anlage der Ganglien vom Ectoderm aus, von denen die Fasern nach der Peripherie und centralwärts auswachsen.

Auch die peripheren Ganglien, wie die des Herzens, wandern aus der Ganglienanlage durch Wachsthum ein (His jun. und Romberg). Daraus aber schliessen zu wollen, dass diese peripheren Ganglien nicht motorischer, sondern nur sensibler Natur sein könnten, wäre unbegründet (s. S. 104).

Die Ganglienzellen des Sympathicus unterscheiden sich von denen der Spinalganglien dadurch, dass sie mit Protoplasmafortsätzen versehen sind. Sie besitzen, wie es scheint, nur einen geraden Nervenfortsatz, ausser diesem aber häufig eine Spiralfaser, welche den geraden Fortsatz in Windungen umgiebt. Unter den Fasern des Sympathicus sind die feineren marklosen Fasern besonders zahlreich.

Funktionen des Sympathicus. — Die Funktionen des Nervus sympathicus sind theilweise bei der Funktion anderer Nerven, zu denen er in Beziehung tritt, schon beschrieben, theilweise kommen sie bei den vegetativen Processen ausführlicher zur Darstellung. Im Allgemeinen kann man seine Funktionen in folgender Weise eintheilen und charakterisiren:

1. Sensible Funktionen.

Die sensiblen Erregungen im Gebiete des Nervus sympathicus werden unter normalen Bedingungen nicht empfunden, sondern nur dann, wenn sie abnormer und schmerzhafter Natur sind. Wir empfinden von den Vorgängen in den Circulations- und Verdauungsorganen und anderen vom Sympathicus versorgten Eingeweiden für gewöhnlich nichts. Dies steht damit im Zusammenhang, dass die Enden des Sympathicus in den inneren Organen nicht mit Sinnesendapparaten versehen sind; die Pacini'schen Körperchen, welche man an den Nervenfasern im Mesenterium vorgefunden hat, kann man wohl als solche nicht betrachten. Wir empfinden z. B. die Berührungen der Schleimhäute des Magens und Darmes durch die Ingesta nicht, ebensowenig ihre Fortbewegung durch die Peristaltik. Sobald aber die Reizung der sympathischen Nerven eine abnorme Stärke erreicht, wie z. B. im Darm durch pathologische Veränderungen, durch eingeführte Reizmittel, heftige peristaltische Contraktionen (Kolik), so treten Schmerzempfindungen auf. Es besteht also auch für die sensiblen sympathischen Nerven eine Leitungsbahn bis zum Grosshirn. Das Lokalisationsvermögen für den Sitz der Schmerzempfindung ist im Gebiete des Sympathicus noch unvollkommener als im Gebiete der anderen Nerven. Die Leitung ist eine wenig isolirte, das Irradiationsgebiet ein sehr weites. Der Sympathicus ist weder mit Tastnerven noch mit Temperaturnerven ausgestattet. Bei der Aufnahme kalter oder heisser Nahrung glauben wir allerdings ein Gefühl von Kälte und Wärme im Magen zu haben; aber diese Empfindungen treten offenbar nur dadurch ein, dass eine Wärmeleitung bis zu den Bauchdecken stattfindet.

2. Motorische Funktionen.

Der Sympathicus versorgt nur Muskeln, welche aus glatten Fasern bestehen, und die quergestreiften Fasern des Herzens. Alle diese Muskeln können nicht willkürlich in Contraktion versetzt werden. Hierzu gehören das Herz und die Gefässmuskeln, die Muskulatur des Darmes, der Harn- und Geschlechtswerkzeuge, der Iris, die Arrectores pili der Haut und viele glatte Fasern der inneren Organe. Die motorischen Nerven des Sympathicus stehen also mit dem Grosshirn nicht

in der directen leitenden Verbindung wie die anderen Nerven. Dagegen ist ein Einfluss des Grosshirns auf die motorischen Verrichtungen des Sympathicus, sowie auf andere centrifugale Erregungen desselben unverkennbar, und zwar durch Gemüthsbewegungen und Leidenschaften. Diese psychischen Processe wirken auf Herz und Gefässe, Darm, Geschlechtsorgane u. s. w. in ihrer Thätigkeit sowohl erregend wie hemmend ein.

3. Secretorische Funktionen.

Dass secretorische Nerven dem Sympathicus angehören, ist namentlich an den Speicheldrüsen nachgewiesen (s. S. 174). Auch andere Drüsen des Darmcanals empfangen wahrscheinlich vom Sympathicus secretorische Nerven. Sie werden ebenfalls nicht willkürlich, sondern nur reflectorisch erregt.

4. Hemmende Funktionen.

Hemmungsfasern finden sich sowohl in den centripetalen, wie in den centrifugalen sympathischen Nerven. Die Reizung des Bauchsympathicus erzeugt reflectorisch Herzstillstand durch Erregung der Nn. vagi (s. S. 100). Die Erregung der Nn. splanchnici an ihrem peripheren Ende verursacht, wie Pflüger gezeigt hat, eine Hemmung der peristaltischen Bewegungen des Darmes (s. S. 211).

5. Trophische Funktionen.

Einen Einfluss auf die Ernährung der Gewebe hat man ganz besonders dem Nervus sympathicus zugeschrieben, ohne bestimmte trophische Fasern in demselben nachweisen zu können. Sein trophischer Einfluss ist daher wohl mehr ein indirecter, vermittels der vasomotorischen und der secretorischen Nerven. Zu letzteren gehören auch die Secretionsfasern der Speicheldrüsen, welche Heidenhain trophische genannt hat (s. S. 176).

Zwölftes Capitel.

Physiologie der Sinne.

Allgemeines. — Der Organismus ist mit Empfindungen verschiedener Art ausgestattet, welche man in Allgemeinempfindungen und Sinnesempfindungen eintheilen kann. Die Sinnesempfindungen lassen sich als solche definiren, welche dazu geeignet sind, dem Organismus Kenntniss von den Dingen und Vorgängen der Aussenwelt zuzuführen. Allgemeinempfindungen oder -Gefühle sind dagegen solche, welche nur veränderte Zustände des eigenen Körpers anzeigen. Zu letzteren gehören alle Arten von Schmerzempfindung, das Gefühl des Hungers, des Durstes, des Ekels, des Kitzels, der Wollust und manche Empfindungen unbestimmter Natur. Schmerzempfindung zeigt immer einen mehr oder weniger abnormen Zustand der Organe an; sie kann in allen empfindlichen Organen auftreten, soweit sie mit sensiblen Nerven versehen sind.

Die Sinnesempfindungen werden bei den höher entwickelten Thieren durch Sinnesorgane, Sinnesnerven und deren Centren vermittelt. Die Sinnesorgane werden an der Peripherie des Körpers durch die ihnen adäquaten Reize in Thätigkeit versetzt, die Netzhaut des Auges durch das Licht, das innere Ohr durch Schallschwingungen, die Tastorgane der Haut durch mechanische und thermische, die Geruchs- und Geschmacksorgane durch chemische Reize. Diese adäquaten Sinnesreize sind im Allgemeinen nicht im Stande die Fasern der entsprechenden Sinnesnerven direct zu erregen, soweit sie überhaupt die Nervenfasern irgend welcher Gattung nicht zu erregen vermögen. Dieser Satz ist für den Sehnerven und Gehörnerven als streng richtig anzusehen. Das stärkste Licht (soweit es nicht etwa thermische Reizung verursacht) ist nicht im Stande, die Fasern des N. opticus zu reizen, was durch den Mariotte'schen Versuch über den blinden Fleck (s. d. Cap. B. 2. a), sowie durch Beobachtungen über die Unempfindlichkeit des Opticusstumpfes gegen Licht bei Operirten bewiesen ist. Dass auch der N. acusticus nicht direct durch Schallwellen erregt werden kann, geht aus der Taubheit nach Zerstörungen

des Ohrlabyrinthes hervor*). Etwas anders verhält es sich mit den adäquaten Reizen der niederen Sinne, des Gefühls, Geruchs und Geschmacks; durch mechanische, thermische und chemische Reize können bekanntlich auch alle Nervenfasern in Erregung versetzt werden, aber es gehört dazu eine bei Weitem grössere Intensität dieser Reize, als zur Hervorrufung einer Tast-, Temperatur-, Geruchs- oder Geschmacksempfindung erforderlich ist. Während z. B. die Berührung der Haut durch eine Federfahne schon gefühlt wird, tritt bei derselben Einwirkung auf einen blossgelegten Nerven keine Reaktion ein, ebensowenig vermögen die schwächsten Geschmacks- oder Geruchsreize oder geringe Temperaturschwankungen Nervenfasern zu erregen. Daraus folgt wiederum, dass die genannten Reize nur vermittels gewisser Nervenendapparate auf die Sinnesnerven einwirken, und dass diese Apparate den adäquaten Reizen angepasst sind.

Nach der Lehre von der specifischen Energie der Nerven (s. S. 472) besteht bei künstlicher Reizung der Sinnesnerven der Erfolg immer in einer Hervorrufung specifischer Sinnesempfindungen, niemals einer Empfindung anderer Art. Da ferner nach der Lehre von der Identität der Nervenerregung (s. S. 472) durch jeden beliebigen Reiz in allen Nerven ein Erregungsprocess gleicher Art ausgelöst wird, so muss man daraus folgern, dass die Vorgänge in den Sinnesnerven keine specifischen Verschiedenheiten besitzen, welche von der Natur der adäquaten Reize abhängig wären. Es könnte wohl der Fall sein, dass der Rhythmus und der zeitliche Verlauf der Reizwellen in den Fasern des Opticus und Acusticus eine Verschiedenheit besässen, entsprechend der Periode und Dauer der auf sie einwirkenden Reize, dagegen liegt kein Grund zu der Annahme vor, dass die in beiden Nerven stattfindenden Processe einen qualitativen Unterschied zeigten. Die Reizwellen der Acusticusfasern könnten vielleicht in derselben Periode erfolgen wie die erregenden Schallschwingungen, dagegen ist es an sich sehr unwahrscheinlich, dass die Reizwellen des Opticus die ungeheuer schnelle Schwingungsperiode der Lichtwellen erreichen sollten. Ebensowenig vorstellbar ist es, dass jede andere künstliche Reizung der Nervenstämme in ihnen eine den Licht- und Schallwellen entsprechende Periode der Reizwellen auslösen könnte.

Betrachtet man daher die Nerven als Leitungsorgane eines gleichartigen Erregungsprocesses, so muss man die specifische Energie der Sinnesnerven auf die specifischen Eigenschaften der Sinnescentren zurückführen. Die in diesen ausgelösten Processe sind mit qualitativ verschiedenen Empfindungen verknüpft. Die Sinnescentren können auch ohne Betheiligung der Sinnesorgane und Nerven durch innere Reize in Thätigkeit gerathen. Dies geschieht unter physiologischen Verhältnissen bei den im Traume stattfindenden Empfindungen und unter abnormen Bedingungen bei gewissen subjectiven Empfindungen, beim Auftreten von Hallucinationen und Phantasmen.

Nach den gewonnenen Vorstellungen über die Vorgänge im

---

*) Die Behauptung von Ewald, dass Tauben nach Herausnahme des Labyrinths noch hören können, kann ich ebensowenig wie Hensen für bewiesen erachten. Nach neueren Versuchen von Matte haben labyrinthlose Tauben keine Gehörsempfindungen mehr.

Sinnesnervenapparat sind dieselben in drei Akte einzutheilen. Der erste Akt besteht in der Reizung des Sinnesendapparates durch einen adäquaten Reiz und ist daher bei den verschiedenen Sinnen ein ungleichartiger; der zweite Akt besteht in der Leitung der Erregung im Sinnesnerven und ist ein im Wesen gleichartiger; der dritte Akt besteht in der Auslösung ungleichartiger Empfindungen in den verschiedenen Sinnescentren.

Die Physiologie der Centralorgane des Nervensystems hat zu der Erkenntniss geführt, dass die Vorgänge des Bewusstseins, d. h. die zum Bewusstsein gelangenden Empfindungen und die daraus resultirenden Wahrnehmungen und Vorstellungen, in den Centren der Grosshirnrinde ihren Sitz haben (s. S. 515). Alle Sinnesnerven führen aber die Erregung erst einem im Mark oder Gehirn gelegenen subcorticalen Centrum zu, von welchem nur Reflexe erzeugt werden können, ohne dass die Empfindungen zum Bewusstsein kommen. Von diesen Reflexcentren führt eine Leitungsbahn zu den psychosensorischen Centren der Grosshirnrinde, welche in verschiedenen Bezirken derselben gelegen sind. In diesen findet der psychische Process der Wahrnehmung statt.

Die Umwandlung der Sinnesempfindung in die Sinneswahrnehmung besteht darin, dass die Ursache der Empfindung in die Aussenwelt verlegt wird, und ist nach der „empiristischen Theorie“ als das Ergebniss der Erfahrung zu betrachten. Das neugeborene Kind besitzt zwar, wie man annehmen muss, Sinnesempfindungen, aber noch keine Sinneswahrnehmungen; denn es unterscheiden sich bei ihm die durch Sinneserregungen hervorgerufenen Reactionsbewegungen in ihrem Charakter noch nicht von denen, welche durch Schmerzempfindung entstehen. Aber bei der weiteren mit dem Wachsthum verbundenen Entwicklung des Gehirns und unter dem Einfluss der Erfahrung bilden sich die Sinneswahrnehmungen heraus, durch welche das Wahrgenommene in die Aussenwelt verlegt wird. Diese Umbildung der Sinnesempfindungen in Wahrnehmungen ist ein unerklärter psychischer Akt, welcher durch die in mehreren Sinnesgebieten, insbesondere dem des Gesichts- und Tastsinnes gleichzeitig gemachten Erfahrungen wesentlich gefördert wird.

A. Der Gefühlssinn.

Durch die Berührung der äusseren Haut und einiger angrenzenden Partien von Schleimhäuten werden Empfindungen gewisser Art hervorgerufen. Man nennt diesen Vorgang nach dem gewöhnlichen Sprachgebrauch „das Fühlen“, und die hierdurch hervorgerufenen Empfindungen hat man daher „Gefühlsempfindungen“ genannt.

Diese Empfindungen können von zweierlei Qualität sein; wir unterscheiden Tastempfindungen und Temperaturempfindungen und ertheilen dementsprechend der Haut einen Tastsinn und einen Temperatursinn zu. Durch den Tastsinn nehmen wir die Berührung der Körper vermöge des mechanischen Reizes wahr, den sie dabei ausüben. Durch den Temperatursinn erkennen wir, ob ein Körper wärmer oder kälter ist als die berührte Hautfläche.

Der Tast- und Temperatursinn ist über die ganze äussere Haut

verbreitet und erstreckt sich über die Schleimhaut der Lippen, der Zunge und der ganzen Mundhöhle bis zum weichen Gaumen und der Zungenwurzel, wo derselbe allmählig schwindet. Am Anus hört Tast- und Temperaturgefühl an der Schleimhautgrenze auf. Ernst Heinrich Weber hat festgestellt, dass den inneren Organen weder Tast- noch Temperaturempfindungen zukommen. Wirken starke mechanische oder thermische Reize auf dieselben ein, so entsteht nur Schmerzempfindung, niemals Sinnesempfindung. Senkt man einen stark abgekühlten Stab durch den Anus in das Rectum ein, so wird die Berührung und die Kälte nur am Hautrande des Anus empfunden, nicht im Rectum. Ist die Haut an einer Körperstelle entfernt, so entstehen daselbst bei Berührungen keine Tast- und Temperaturempfindungen, sondern nur Schmerzempfindungen. Wir nehmen daher von den inneren Vorgängen in unserem Körper nichts wahr, wenn nicht durch abnorme Reize Schmerz erregt wird. Druckgefühle, welche wir in inneren Organen, z. B. bei starker Anfüllung des Magens oder Darmes, zu haben glauben, entstehen wahrscheinlich nur durch Druck und Spannung der äusseren Hautdecken, ebenso ist das Wärme- und Kältegefühl, welches bei Aufnahme heisser und kalter Nahrung empfunden werden kann, durch Leitung zu den äusseren Hautdecken zu erklären.

Vermöge des Tastsinnes können wir einerseits den Druck wahrnehmen, unter welchem eine Berührung stattfindet, andererseits auch mehr oder weniger genau den Ort der Berührung unterscheiden. Man hat daher diese Fähigkeiten der Tastorgane den Drucksinn und den Ortssinn oder das Lokalisationsvermögen genannt.

Die Hautnerven und ihre Endorgane. Die Haut besteht aus dem Corium (Lederhaut) und der Epidermis, welche in die Schleimschicht (Stratum mucosum, Rete Malpighi) und die äussere Hornschicht (Stratum corneum) zerfällt. Unter dem Corium liegt das Unterhautbindegewebe, das mit mehr oder weniger Fettgewebe erfüllt ist. Das Corium besteht aus derben Bindegewebsfasern und enthält Gefässe und Nerven. Es bildet auf seiner äusseren Fläche Erhabenheiten, die Papillen, welche namentlich an den Volarseiten der Hände und Füsse in grosser Zahl vorhanden sind und die Leisten des Coriums daselbst bilden, welche in geschlungenen Linien verlaufen. Die äussere Fläche des Coriums wird von den Zellen des Stratum mucosum bedeckt, welche auch alle Vertiefungen zwischen den Papillen ausfüllen.

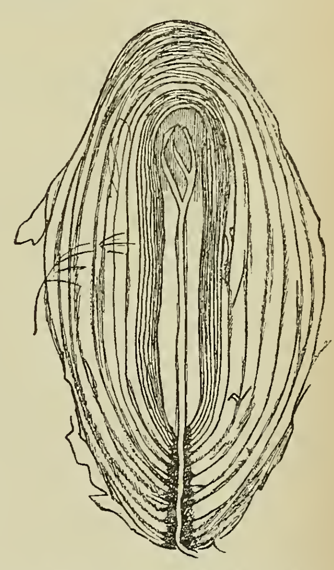
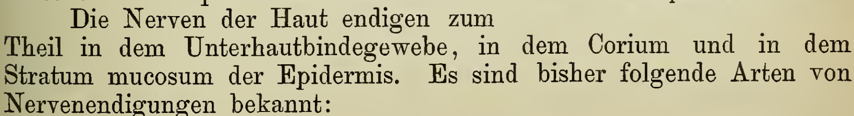


Fig. 152. Vater'sches (Pacini'sches Körperchen.

Die Nerven der Haut endigen zum Theil in dem Unterhautbindegewebe, in dem Corium und in dem Stratum mucosum der Epidermis. Es sind bisher folgende Arten von Nervenendigungen bekannt:



1. Die Vater- oder Pacini'schen Körperchen (Fig. 152) sind

grosse eiförmige Körper von 1—4 mm Länge. Sie sind aus einer grossen Zahl concentrischer Hüllen zusammengesetzt; in das Innere dringt in der Längsrichtung eine Nervenfaser ein, welche darin knopfförmig und oft gabelig endet. Sie finden sich in dem Unterhautbindegewebe der Hand- und Fusssohle zahlreich vor und an den Nerven der Gelenke; sie kommen aber auch an den Nerven des Mesenteriums vor. Wegen ihrer tiefen Lage kann man sie nicht als Tastapparate betrachten, doch ist es möglich, dass sie Spannungs- und Bewegungsempfindungen vermitteln.

2. Tastzellen (Merkel, Grandry) (Fig. 153) sind in dem Corium gefunden worden. Dieselben sind platte, paarweise an einander gelagerte Zellen, an welche Nervenfasern herantreten, die in einer zwischen den Zellen liegenden Zwischenschicht endigen. An vielen

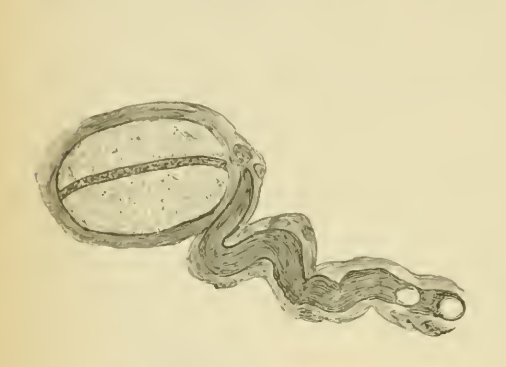


Fig. 153.
Tastzellen (Merkel, Grandry, nach Kölliker).

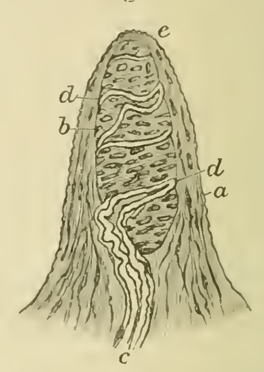


Fig. 154. Tastkörperchen in einer Papille (nach Kölliker): *b* Tastkörperchen mit querliegenden Kernen, *c* Nervenfaser, *d* Windungen derselben, *e* Ende derselben, *a* Gewebe der Papille (250 Vergr.).

Stellen der menschlichen Haut und in den mit feinem Tastgefühl ausgerüsteten Hautstellen von Thieren (Rüssel, Schnabelhaut der Vögel) sind diese Gebilde nachgewiesen worden.

3. Tastkörperchen (Wagner und Meissner) (Fig. 154) sind in den Papillen der Handfläche und Fusssohle enthalten. Dieselben sind längliche eiförmige Gebilde, welche den Raum einer Papille einnehmen; sie zeigen eine unregelmässige Querstreifung. Die herantretenden Nervenfasern verästeln sich und gehen in Spiralwindungen in das Innere hinein. Wahrscheinlich bestehen die Tastkörperchen aus einem Aggregat von Tastzellen, zwischen denen die Nervenfasern endigen (Merkel). Die Tastkörperchen müssen als besonders empfindliche Tastapparate angesehen werden, da sie sich an denjenigen Hautstellen finden, deren Tastvermögen ein sehr feines ist. An der Volarseite der dritten Phalanx zählte Meissner 400 Papillen und 108 Tastkörperchen auf dem Raum von 1 Quadratlinie (= 2.2 mm im Quadrat), auf der zweiten Phalanx 40 und auf der ersten Phalanx nur 15 Tastkörperchen. Neben den Nervenpapillen gibt es eine grosse Zahl von Gefässpapillen.

4. Endkolben (Krause) sind kleine bläschenförmige Körperchen, in deren Innern eine Nervenfaser knopfförmig endet. Sie kommen auf den Schleimhäuten der Lippen, der Zunge, Conjunctiva, Nase vor und liegen in den oberen Schichten des Coriums und in den Papillen.

5. Freie Nervenendigungen sind zwischen den Epithelzellen der Cornea gesehen worden (Cohnheim). Es wird ferner angegeben, dass in der Haut der Handfläche und Fusssohle und anderer Stellen ein Geflecht feiner markloser Nervenfasern aus dem Corium und dessen Papillen in das Stratum mucosum der Epidermis eintrete und dort entweder frei oder in Zellen endige (Kölliker).

1. Die Tastempfindungen.

Tastempfindungen werden durch mechanische Reizungen der Haut hervorgerufen, welche durch die Berührung der Haut entstehen. Eine solche Berührung kann unter grösserem oder geringerem Drucke stattfinden, doch wird auch schon bei der leisesten Berührung ein, wenn auch nur geringer Druck gegen die Haut ausgeübt. Es erscheint daher nicht statthaft, Berührungs- und Druckreize, sowie Berührungs- und Druckempfindungen von einander zu unterscheiden. Die Tastorgane der Haut sind offenbar gegen Druck bei Weitem empfindlicher als die Nervenfasern, da wir durch leise Berührungen, welche empfunden werden, blossgelegte Nerven nicht zu erregen vermögen. Die Qualität der Empfindung bei leiser Berührung einer Hautstelle ändert sich nicht mit zunehmendem Druck, wenn nicht bei weiterer Verstärkung des Druckes Schmerzempfindung hinzutritt. Der berührende Körper kann fest, flüssig oder gasförmig sein, denn auch ein Luftstrom wird gefühlt; doch müssen bei allen solchen Beobachtungen Temperaturunterschiede der Körper gegen die Haut vermieden werden. Die Richtung des einwirkenden Druckes braucht nicht senkrecht zu sein, sondern kann in jedem Winkel stattfinden; auch ein gegen die Haut ausgeübter Zug und ein von Innen her einwirkender Druck rufen eine Empfindung derselben Qualität hervor.

Der Drucksinn. Man hat das Vermögen der Haut, den Druck zu empfinden, welchen ein berührender Körper ausübt, den Drucksinn genannt. Die Feinheit des Drucksinnes ist von Ernst Heinrich Weber in folgender Weise geprüft worden. Es werden Gewichte von verschiedener Schwere auf dieselbe Hautstelle möglichst schnell hinter einander aufgelegt, und es wird ermittelt, wie gross der kleinste Gewichtsunterschied ist, der bei diesem Versuche empfunden wird. Hierbei müssen folgende Maassregeln beachtet werden. Erstens muss die Versuchsperson die Augen schliessen, während der Untersucher die Gewichte auflegt, zweitens müssen die Gewichte gleiche Grundflächen haben, damit immer eine gleich grosse Hautfläche geprüft wird und der Druck an jedem Punkte derselben dem Gewichte proportional ist, drittens müssen die Gewichte gleiche Temperatur und gleiches Wärmeleitungsvermögen besitzen, damit sich nicht Temperaturempfindungen mit den Druckempfindungen combiniren. Bei Prüfungen des Drucksinns ist es aber ausserdem erforderlich, den Einfluss des „Muskelgefühls“ (Muskelsinn) vollständig auszuschliessen. Wenn wir z. B. die Schwere eines auf die Hand gelegten Gewichtes zu schätzen suchen, so geschieht dies für gewöhnlich nicht nur vermöge der in der Haut erzeugten Druckempfindung, sondern auch zugleich vermöge der zur Hebung nothwendigen Mukelleistung. Es muss daher bei den Versuchen

über den Drucksinn der zu untersuchende Körpertheil auf einer festen Unterlage ruhen.

Nach den Versuchen von Weber kann man durch den Drucksinn mit der Volarseite der dritten Phalanx des Zeigefingers noch Gewichte unterscheiden, deren Grösse sich wie 29:30 verhält. Dieses Verhältniss bleibt nahezu dasselbe, wenn man die absolute Grösse der Gewichte innerhalb weiter Grenzen ändert. Daraus folgt erstens, dass wir nicht die absoluten Differenzen zweier noch merkbarer Druckwerthe empfinden, sondern nur ihr Verhältniss zu einander, und zweitens, dass dieses Verhältniss für verschiedene Druckwerthe eine nahezu constante Grösse ist. Dieses von Weber aufgestellte Gesetz ist auf alle übrigen Sinnesgebiete ausgedehnt und namentlich von Fechner durch zahlreiche Versuche über Druck- und Schallempfindungen bestätigt worden. Das Weber'sche Gesetz sagt allgemein aus, dass die kleinsten wahrnehmbaren Reizunterschiede der Grösse der Reize proportional seien. Nennt man die Reizgrösse β und den kleinsten wahrnehmbaren Reizunterschied $\Delta\,\beta$, so ist: $\Delta\,\beta = K \cdot \beta$, worin K eine Constante bedeutet, welche dem wahrnehmenden Organe zukommt und in dem oben angeführten Beispiel gleich $^1/_{30}$ ist. Fechner hat ferner dargethan, dass für alle Empfindungen eine Reizschwelle existirt, d. h. eine geringe Reizgrösse, welche eben beginnt, eine merkliche Empfindung hervorzurufen.

Die Gültigkeit des Weber'schen Gesetzes ist für Druckreize in neuerer Zeit von Hering und Biedermann bestritten worden, welche angeben, dass die merkbaren kleinsten Gewichtsunterschiede für kleine Gewichte viel grösser seien als für mittelgrosse, und dass bei weiterer Vergrösserung der Gewichte die eben merkbaren Unterschiede wieder zunehmen.

Der Drucksinn ist nicht an allen Stellen der Haut gleichmässig entwickelt, doch giebt E. H. Weber an, dass die Verschiedenheiten des Drucksinnes an verschiedenen Körperstellen bei Weitem geringere sind als die Unterschiede des Ortssinnes. Die Haut der Finger besitzt einen etwas feineren Drucksinn als die anderer Körpertheile, und unter diesen zeichnen sich solche Hautstellen durch guten Drucksinn aus, welche unmittelbar über den Knochen liegen. Unter anderem besitzt z. B. die Stirnhaut einen gut ausgebildeten Drucksinn; die von einander unterscheidbaren Gewichte verhielten sich nach den Versuchen von Weber wie 20:18,7, während der Ortssinn der Stirnhaut ein sehr stumpfer ist (s. S. 566). Dass Druck- und Ortssinn nicht in ihrer Feinheit übereinstimmen, erklärt sich nach Weber daraus, dass zur Wahrnehmung des Druckes nur eine gewisse Zahl empfindlicher Endorgane erforderlich ist, zur Unterscheidung des Ortes aber eine entsprechende Zahl von isolirt leitenden Nervenfasern. Hierzu kommt offenbar die rein mechanische Wirkung einer festen Knochenunterlage, welche die Druckwirkungen an der gereizten Stelle begünstigt, während eine weiche Unterlage dieselben auf eine weitere Umgebung vertheilt. Auch die Dicke der Epidermis muss bei diesen Versuchen einen grossen Einfluss ausüben.

Weber hat in seinen Versuchen ferner festgestellt, dass die Unterscheidung zweier Gewichte durch den Drucksinn am genauesten erfolgt, wenn man sie auf dieselbe Hautstelle möglichst schnell

hintereinander einwirken lässt. Je länger die Zwischenzeit ist, desto geringer wird das Unterscheidungsvermögen, so dass man z. B. bei einem Intervall von etwa 1 Minute mit den Fingern nur Gewichte unterscheiden kann, die sich wie 4:5 verhalten. Dieses Verhalten ist auf die psychischen Vorgänge zurückzuführen, welche beim Vorstellen und Erinnern eines Sinneseindruckes stattfinden, und lässt darauf schliessen, wie schnell die Vorstellungsbilder mit der Zeit in dem Gedächtniss an Deutlichkeit abnehmen. Wenn man zwei Gewichte gleichzeitig auf verschiedene, selbst benachbarte und gleich empfindliche Hautstellen oder auf dieselben Hautstellen beider Körperhälften legt, z. B. auf beide Hände, so ist das Unterscheidungsvermögen viel schlechter als bei successivem Auflegen auf dieselbe Hautstelle, was nach Weber's Meinung sich daraus erklärt, dass zwei gleichzeitig stattfindende Sinneseindrücke sich in ihrer Wirkung gegenseitig stören.

Es erhebt sich die Frage, auf welche Weise und unter welchen Bedingungen der einwirkende Druck eine Reizung gewisser Nervenendorgane in der Haut hervorruft. Meissner hat diese Frage theoretisch und experimentell in folgender Weise behandelt. Viele Thatsachen der gewöhnlichen Erfahrung lehren, dass wir einen auf die Haut ausgeübten Druck im ersten Momente der Berührung am stärksten empfinden und dass bei längerer Dauer eines gleichmässigen und nicht schmerzhaften Druckes die Stärke der Empfindung nachlässt und unter Umständen verschwindet. So fühlen wir z. B. den Druck eines gut angelegten Verbandes sehr bald gar nicht mehr, ebensowenig wie den Druck bequem anliegender Kleidungsstücke, während eine jede Verstärkung des Druckes an irgend einer Hautstelle sofort zur Perception gelangt. Meissner geht daher von der Annahme aus, dass der constante, gleichförmig über eine Hautstelle vertheilte Druck überhaupt nicht erregt, sondern dass die Tastnerven der Haut nur durch Schwankungen des Druckes in Erregung gerathen. Zum Beweise hierfür giebt er die Wahrnehmung an, dass man beim Untertauchen der Hand in Quecksilber keinerlei Druckempfindung habe, obgleich der lastende Druck ein sehr hoher sein kann. Nur an der Oberfläche des Quecksilbers hat die eintauchende Haut eine Druckempfindung. Der Grund hierfür liegt nach Meissner darin, dass die Flüssigkeit von allen Seiten einen ganz gleichmässigen Druck ausübt und daher keine Verschiebung der empfindenden Hauttheilchen hervorbringt, während ein fester auf die Haut drückender Körper nur in einer Richtung wirkt und eine Verschiebung der Hauttheilchen verursacht. Würde sich nun ein fester Körper allen Unebenheiten der Hautfläche genau anschliessen, so würde er ebenfalls keine Druckempfindung hervorrufen können; dies ist in der That der Fall, wenn man einen genauen Paraffinabguss eines Fingers hergestellt hat und den Finger in diesen Abguss hineinsteckt. Selbst bei stärkerem Drucke entsteht hierbei keine Druckempfindung. Eine Bestätigung erfährt diese Beobachtung durch die bekannte Erfahrung, dass genau passende Gebisse keinerlei Druckempfindung im Munde verursachen. Hiernach scheint es, dass die Druckempfindung nur durch eine Deformation der empfindenden Endorgane in der Haut hervorgebracht wird. Drückt ein fester Körper in senkrechter Richtung auf die Leisten des Coriums, so werden die Papillen und die in ihnen enthaltenen Endorgane, Tast-

körperchen oder Tastzellen, in dieser Richtung comprimirt und deformirt. Ist aber der Druck auf die Papillen von allen Seiten ein gleichmässiger wie beim Eintauchen in das Quecksilber oder dem Eindrücken in den Abguss des Fingers, so kann überhaupt eine Gestaltsveränderung der Papillen oder anderer empfindender Hauttheilchen nicht eintreten. Dies würde auch erklären, warum die Druckempfindung am Rande eines berührenden Körpers am deutlichsten auftritt, da hier immer eine Verschiebung der Hauttheilchen stattfinden muss.

Es ist untersucht worden, mit welcher Schnelligkeit die Tasteindrücke auf derselben Hautstelle sich einander folgen müssen, um in einen continuirlichen Eindruck zu verschmelzen. Zu diesem Zweck hat Valentin ein rotirendes Zahnrad angewendet und gefunden, dass beim Befühlen desselben während der Rotation die einzelnen Zähne nicht empfunden werden und zu einem glatten Rande zu verschmelzen scheinen, wenn etwa 640 Stösse in der Secunde stattfinden. v. Wittich giebt an, dass man das Schwingen einer gestrichenen Saite beim Befühlen des Steges mit der Fingerspitze noch bei über 1000 Schwingungen in der Secunde fühle. Es scheint also, dass die Tastorgane in der Haut ebenso wie die Nervenfasern sehr schnellen Oscillationen der Erregung unterworfen werden können.

Das Muskelgefühl. Das Muskelgefühl nennen wir diejenige Empfindung, welche wir von der Stärke und Ausgiebigkeit unserer Muskelleistungen haben. Man hat auch von einem Muskelsinn gesprochen, obgleich das Muskelgefühl nicht mit den durch die Sinnesorgane vermittelten Empfindungen zu vergleichen ist. Daher rechnet es E. H. Weber zu den Allgemeingefühlen. Vermöge des Muskelgefühls sind wir im Stande, die Kraft und Grösse der Muskelbewegungen gehörig abzumessen und dieselben in jedem einzelnen Falle ihrem Zwecke entsprechend einzurichten. Das Muskelgefühl ist ebensowenig wie die Sinneswahrnehmungen angeboren, sondern muss erst durch Erfahrung und Uebung erworben werden. Dies ist der Fall beim Erlernen der Lokomotionen, dem Gehen, Laufen u. s. w., sowie bei der Erlernung aller Fertigkeiten, die wir uns im Leben aneignen. Das Muskelgefühl ist daher eine zum Bewusstsein gelangende Empfindung von der Bewegung unserer Körpertheile. Es resultiren daraus Bewegungsvorstellungen unseres Körpers und seiner einzelnen Gliedmaassen, welche ein wichtiger Faktor zur Gewinnung der Raumvorstellungen sind.

Das Muskelgefühl giebt uns neben dem Drucksinn ein zweites Mittel, die Grösse eines Druckes, die Schwere eines Gewichtes oder überhaupt die Grösse eines einwirkenden Widerstandes abzuschätzen und dieselben mit einander zu vergleichen. Im gewöhnlichen Leben combiniren sich meist Muskelgefühl und Druckempfindungen zur Beurtheilung dieser Werthe. Wenn wir ein Gewicht in der Hand abwägen, so empfinden wir gleichzeitig mit dem auf die Haut ausgeübten Druck die zur Hebung nothwendige Muskelspannung. E. H. Weber hat gefunden, dass das auf diese Weise gewonnene Urtheil über den Unterschied zweier Gewichte viel genauer ist als das durch den Drucksinn allein erhaltene. Während die Finger durch den Drucksinn allein Gewichte unterschieden, die sich wie 29:30 verhielten, konnte er durch Hebung mit der Hand Gewichte unterscheiden, deren Verhältniss 39:40

war. Auch für diese Art des Versuchs bestätigte er das von ihm für den Drucksinn aufgestellte Gesetz, dass dieses Verhältniss innerhalb gewisser Grenzen von der absoluten Grösse der Gewichte unabhängig ist. Er bemühte sich ferner, das Muskelgefühl ohne Einfluss des Drucksinns zu prüfen. Zu diesem Zwecke legte er die Gewichte in ein Tuch, schlug die vier Zipfel desselben zusammen und fasste sie mit der Hand unter möglichst starkem Drucke, während er die Gewichte hob. Hierdurch glaubte er den durch die Gewichte selbst erzeugten Druck oder Zug eliminirt zu haben. Nach dieser Methode konnte er Gewichte unterscheiden, die sich ebenfalls etwa wie 39:40 verhielten. Es scheint hiernach das Muskelgefühl ein empfindlicheres Mittel zur Unterscheidung der Gewichte zu sein als der Drucksinn der Haut; die Combination beider Arten von Empfindung scheint keine besseren Unterscheidungen zu ergeben als das Muskelgefühl allein. Den Drucksinn bei solchen Versuchen ganz auszuschliessen, wird allerdings kaum möglich sein, auch nicht durch eine sehr grosse Berührungsfläche, die den Druck möglichst vertheilt.

Zur Erklärung des Muskelgefühls hat man zwei Theorien aufgestellt. Die eine nimmt an, dass die Stärke der Innervation der motorischen Nerven in den Centralorganen zur Empfindung und zum Bewusstsein gelange und dass vermöge der Erfahrung hierdurch die Stärke der Nervenreizung für den jedesmal beabsichtigten Zweck abgemessen werde. Indessen genügt diese Annahme zur Erklärung des Muskelgefühles noch nicht vollständig, es müssen vielmehr ausserdem Mittel existiren, um die Grösse und Kraft der Bewegungen zum Bewusstsein zu bringen. Dies geschieht zum grossen Theil durch die Wahrnehmung des Erfolges vermöge des Gesichts- und Tastsinnes. Seitdem man aber auch sensible Nerven in den Muskeln und Sehnen festgestellt hat (s. S. 488, 498), ist man vielfach geneigt, für das Muskelgefühl besondere sensible Nerven anzunehmen, durch deren Thätigkeit die Stärke der Muskelleistung zur Wahrnehmung gelangt. Nach der zweiten Theorie wird also das Muskelgefühl durch sensible Erregungen hervorgerufen, welche von den thätigen Muskeln ausgehen, und die Stärke der motorischen Innervation durch diese sensiblen Erregungen in zweckentsprechender Weise regulirt. Es sprechen für diese Ansicht gewisse pathologische Zustände, die Ataxie der Bewegungen bei Rückenmarkserkrankungen, bei welchen die Sensibilität der Haut erhalten sein kann, während die Stärke der Muskelbewegungen nicht zweckmässig regulirt wird (s. S. 503, 506).

D e r O r t s s i n n d e r H a u t. Vermittels des Tastsinnes kann der Ort einer berührten Hautstelle mit grösserer oder geringerer Sicherheit wahrgenommen werden. Diese Fähigkeit heisst nach E. H. W e b e r der O r t s s i n n der Haut. Derselbe gründet sich auf die allgemeine Eigenthümlichkeit der Sinnesnervenapparate, alle Ursachen der Erregung in die Peripherie des Körpers und von dieser in die Aussenwelt zu verlegen. Beim Tasten wird die Empfindung daher in demjenigen Punkte der Haut lokalisirt, in welchem die gereizten Nervenfasern endigen. Der Ortssinn der Haut kann nur durch die Erfahrung erworben werden. Man kann sich denken, dass die durch die Nervenfasern isolirt geleitete Erregung in demjenigen Punkte des Centrums, wo sie die Tastempfindung auslöst,

unmittelbar die Vorstellung des gereizten Hautpunktes hervorruft. Man hat auch gesagt, dass jede Faser im Centrum mit einem „Lokalzeichen" (Lotze) versehen sei, an welchem das Centrum den Ort ihrer Endigung in der Peripherie erkenne. Mit diesem Ausdruck ist indess das Wesen des Vorganges nicht weiter aufgeklärt.

Prüfung des Ortssinnes. Um die Feinheit des Ortssinnes zu prüfen, hat E. H. Weber die kleinste Entfernung zweier berührter Hautpunkte gemessen, in welcher dieselben noch gesondert wahrgenommen werden. Diese kleinsten wahrnehmbaren Distanzen sind sehr verschiedene Grössen und an den Körpertheilen am kleinsten, an denen das Tastvermögen am besten ausgebildet ist. Um dieselben zu ermitteln, setzt man die Spitzen eines Cirkels gleichzeitig auf eine Hautstelle auf und sucht durch allmählige Verkleinerung und Vergrösserung die Grenze festzustellen, bei welcher die Doppelempfindung in eine einfache übergeht und umgekehrt. Man findet auf diese Weise, dass die Zungenspitze den schärfsten Ortssinn besitzt; es folgen dann die Volarseiten der Fingerspitzen; alsdann nimmt der Ortssinn von den Händen nach dem Vorder- und Oberarm beträchtlich ab. Die Zehen des Fusses sind bei Weitem weniger empfindlich wie die Finger; auch an der unteren Extremität nimmt der Ortssinn nach dem Rumpf zu beträchtlich ab. Am stumpfesten ist der Ortssinn auf dem Rumpfe und am Kopfe sehr verschieden ausgebildet. Folgende Werthe sind der Tabelle von Weber entnommen: Zungenspitze 1,1 mm, Volarseite des letzten Fingergliedes 2,2 mm, Volarseite des zweiten Fingergliedes 4,4 mm, Dorsalseite des dritten Fingergliedes 6,6 mm, Rückenseite des zweiten Fingergliedes 11 mm, Volarseite der Hand an den Köpfchen der Metacarpalknochen 6,6 mm, Rückenseite daselbst 17,6 mm, Rücken der Hand 30,8 mm, am oberen und unteren Theile des Unterarms 39,6 mm, Plantarseite des letzten Gliedes der grossen Zehe 11 mm, Plantarseite des Mittelfussknochens der grossen Zehe 15,4 mm, hinterer Theil der Ferse 22 mm, Rücken des Fusses in der Nähe der Zehen 39,6 mm, oberer und unterer Theil des Unterschenkels 39,6 mm, Kniescheibe 35,2 mm, Mitte des Oberarms und Oberschenkels 66 mm, rother Theil der Lippen 4,4 mm, Nasenspitze 6,6 mm, nichtrother Theil der Lippen 8,8 mm, an den Backen 11 mm, äussere Oberfläche des Augenlides 11 mm, Mitte des harten Gaumens 13,2 mm, vorderer Theil des Jochbeins 15,4 mm, unterer Theil der Stirn 22 mm, am Halse unter dem Unterkiefer 33 mm, auf dem Scheitel 30 mm, auf dem Kreuzbein in dem Glutaeus 39,6 mm, auf dem Brustbein 44 mm, am Nacken 52,8, über den 5 oberen Brustwirbeln 52,8 mm, Mitte des Rückens über den Wirbeln 66 mm.

An den Extremitäten beobachtet man im Allgemeinen, dass die Streckseite einen stumpferen Ortssinn zeigt als die Beugeseite. Man nimmt ferner beträchtliche Unterschiede an derselben Hautstelle der Extremitäten in der Längs- und Querrichtung wahr. In der Längsrichtung sind die Werthe grösser als in der Querrichtung, am unteren Drittel des Vorderarmes an der Beugeseite z. B. 25 mm in der Längsrichtung und nur 10 mm in der Querrichtung.

Die Empfindungskreise der Haut. — Wenn man an einer bestimmten Hautstelle eine Figur construirt, innerhalb deren zwei berührte, diametral gelegene Punkte in der Empfindung eben noch in

einen verschmelzen, oder gesonderte Empfindungen hervorzurufen beginnen, so nennt man diese einen Empfindungskreis. Ist der Ortssinn nach allen Richtungen gleich stark entwickelt, so ist diese Figur ein wirklicher Kreis mit dem Durchmesser der kleinsten unterscheidbaren Distanz. Auf den Extremitäten hat diese Figur aber eine ovale Form.

Ueber die Bedeutung der Empfindungskreise lassen sich nach dem Vorgange von E. H. Weber folgende Betrachtungen anstellen. Ein Empfindungskreis kann nicht durch feste anatomische Grenzen eingeschlossen sein und nicht dem Ausbreitungsbezirk einer Nervenfaser entsprechen. Wenn in Fig. 155 drei in einer Richtung liegende, sich berührende Empfindungskreise gegeben sind, von denen jeder der Ausbreitung einer Nervenfaser entspräche, so würde sich die Verschmelzung der Punkte *a* und *b* zwar daraus erklären lassen, dass sie innerhalb einer solchen Endausbreitung liegen; aber die einfache Empfindung müsste in eine doppelte übergehen, wenn man die Zirkelspitzen auf die ebenso weit von einander entfernten Punkte *c* und *d* aufsetzte, da diese zwei verschiedenen Faserbezirken angehören. Dies ist aber, wie der Versuch lehrt, nicht der Fall, vielmehr bleibt an jeder Hautstelle

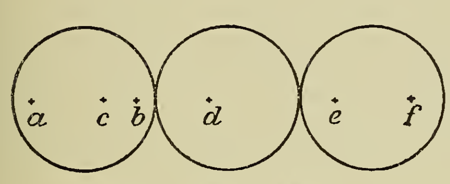


Fig. 155. $ab = cd$, $be = df$.

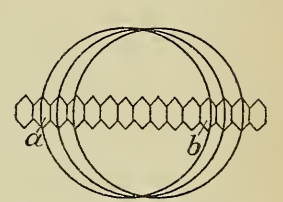


Fig. 156. Empfindungskreis.

beim Verschieben der Zirkelspitzen die kleinste wahrnehmbare Distanz nahezu dieselbe. Niemals geht die einfache Empfindung plötzlich in eine doppelte über, sondern dies geschieht nur allmählig bei grossen Verschiebungen. E. H. Weber setzt nun ferner aus einander, dass eine Unterscheidung zweier gereizter Hautpunkte überhaupt erst dann möglich sei, wenn zwischen den Endbezirken der beiden gereizten Fasern mindestens ein Endbezirk einer ungereizten Faser liege. Je mehr solche ungereizten Endbezirke zwischen den gereizten liegen, um so deutlicher und grösser wird die Distanz der gereizten Punkte auf der Haut erscheinen. Nach E. H. Weber kann aber ein Empfindungskreis nicht den Endbezirk einer einzigen Faser bedeuten; denn wenn auch die beiden Punkte *b* und *e* doppelt empfunden werden, weil zwischen ihnen ein ganzer ungereizter Empfindungskreis liegt, so müsste unter solcher Voraussetzung doch die Berührung der ebenso weit von einander abstehenden Punkte *d* und *f* einfach empfunden werden, da sie in zwei angrenzenden Empfindungskreisen liegen.

E. H. Weber*) hat daher angenommen, dass ein Empfindungskreis eine grössere Anzahl von Endbezirken der Nervenfasern umfasse,

*) Weber nannte die Endbezirke der Nervenfasern die Empfindungskreise; es schien mir aber zweckmässig, dieses Wort auf die Kreise mit dem Durchmesser der kleinsten wahrnehmbaren Distanzen zu übertragen. Die Endbezirke der Fasern sind auch Tastfelder (Hermann) genannt worden.

wie es Fig. 156 darstellt. Nimmt man an, dass zwischen den berührten Punkten *a* und *b* eine solche Zahl von Endbezirken liege, dass die einfache Empfindung eben in eine doppelte übergeht, so ist der über *ab* construirte Kreis der Empfindungskreis dieser Hautstelle. Dieser Kreis wird aber dieselbe Grösse beibehalten, nach welcher Richtung auch die berührten Punkte verschoben werden. Wir können daher, wie Figur zeigt, an jeder Hautstelle eine Schaar von auf einander folgenden Empfindungskreisen construiren.

Zur Erklärung der Empfindungskreise ist auch wohl von Einigen (Czermak) angenommen worden, dass die Endbezirke der Nervenfasern sich zwar über einen ganzen Empfindungskreis erstrecken, dass aber diese Bezirke in der Weise über einander greifen, wie es die Schaar der Kreise in Fig. 156 darstellt. Diese Annahme würde zwar erklären, warum der Durchmesser eines Empfindungskreises beim Verschieben der Zirkelspitzen sich constant zeigt: aber es ist höchst unwahrscheinlich, dass die Endbezirke einer Nervenfaser die Grösse erreichen können, wie wir sie an den Empfindungskreisen der Haut, z. B. auf dem Rücken, beobachten. Man müsste die nach unseren histologischen Kenntnissen durchaus nicht gerechtfertigte Annahme machen, dass die Endbezirke einer Faser zwischen 1—60 mm an Durchmesser variiren könnten.

Geht man von der Weber'schen Theorie aus, dass auf dem Durchmesser eines Empfindungskreises eine grössere Zahl von Endbezirken der Nervenfasern liegen, und nimmt man ferner an, dass ein Tastkörperchen einen solchen Endbezirk darstellt, so würde sich die Zahl derselben für einige Hautstellen berechnen lassen. An den Fingerspitzen liegen in dem Durchmesser eines Empfindungskreises von 2,2 mm etwa 10—11 Tastkörperchen.

Es ist gefunden worden, dass sich durch Uebung und Aufmerksamkeit die Grösse eines Empfindungskreises nicht unerheblich verringert, und dass auch die entsprechende Stelle der anderen Seite an dieser Verfeinerung des Ortsinnes theilnimmt. Ferner ist beobachtet worden, dass Blinde in Folge der stärkeren Ausbildung des Tastsinnes durch die beständige Uebung kleinere Empfindungskreise zeigen als andere Personen. Auch diese Thatsachen sprechen dafür, dass die Empfindungskreise nicht durch feste anatomische Grenzen auf der Haut gegeben sind. Wenn daher durch Uebung eine Verkleinerung der Empfindungskreise eintritt, so kann man dies nach der Weber'schen Theorie daraus erklären, dass das empfindende Centrum alsdann im Stande ist, Punkte zu unterscheiden, zwischen denen weniger Endbezirke liegen als vor stattgefundener Uebung zur Erkennung nöthig waren.

Theorie derselben. — Die angeführten Thatsachen weisen darauf hin, dass eine weitere Deutung der Empfindungskreise in centralen Vorgängen gesucht werden muss. Es ist von mir in diesem Sinne folgende Hypothese aufgestellt worden. Nach Analogie der Schmerzempfindungen, welche von dem gereizten Punkte aus um so weiter irradiiren, je stärker sie sind, kann man annehmen, dass es sich mit den Druckempfindungen ebenso verhält, ohne dass uns diese Irradiation als solche zur Wahrnehmung kommt. Dieselbe findet aber nicht in der Peripherie, sondern in den empfindenden Centren vermöge einer uns noch unbekannten Verbindung der centralen Elemente statt, gleichgültig, ob diese, wie man lange Zeit geglaubt hat, aus

Ganglienzellen bestehen oder anderer Natur sind (Endbäumchen der sensibeln Fasern?). Wenn überhaupt eine Wahrnehmung des gereizten Punktes auf der Peripherie möglich sein soll, so muss, wie wir schon oben angeführt, von diesem eine isolirte Leitungsbahn nach einem ihm zugeordneten Punkte des wahrnehmenden Centrums existiren. Ich stehe nicht an, nach unseren neueren Kenntnissen über die physiologischen Funktionen des Grosshirns und über den Verlauf der sensibeln Bahnen in den Centralorganen die Hirnrinde der gesammten Fühlsphäre (s. S. 519) für dasjeninge Centrum zu halten, in welchem der Ort der Reizung zur Erkennung kommt. Es ist nun im höchsten Grade wahrscheinlich — dafür spricht auch die Struktur der Hirnrinde — dass die Endstationen der Tastnerven daselbst in einer solchen Fläche angeordnet sind, welche als eine geometrische Abbildung*) der empfindenden Hautfläche betrachtet werden kann, so dass benachbarte Punkte der einen auch benachbarten Punkten der anderen entsprechen. Diese Annahme ist

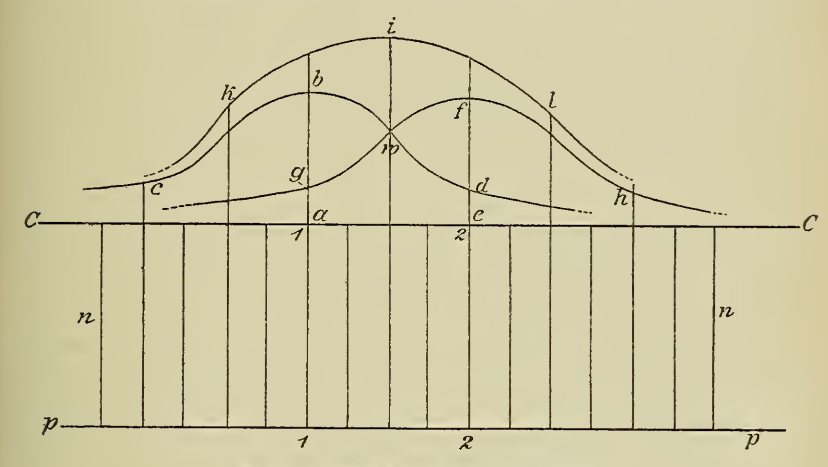


Fig. 157. Theorie der Empfindungskreise.

zugleich die einfachste; denn dass die Endstationen der Tastnerven gegenüber den peripheren Enden ganz beliebig wirr durch einander liegen sollten, wäre im höchsten Maasse unnatürlich. Es sei daher Fig. 157 durch die Linie *p p* die periphere Fläche, durch die Linie *C C* die centrale Fläche**) dargestellt, in welcher sich die centralen Endstationen der Nervenfasern *n n* befinden, so möge durch die Faser *1* eine Erregung dem entsprechenden centralen Elemente *1* zugeleitet sein. Die Stärke der Erregung sei durch die Ordinate *a b* ausgedrückt und die Curve *b c d* gebe an, dass sich die Erregung in der centralen Fläche mit abnehmender Stärke ausbreitet. Man darf nun nach den Erscheinungen der Irradiation und noch anderer Erfahrungen aus der Physiologie der Centra (s. S. 491) die Annahme hinzufügen, dass sich der Ausbreitung der Erregung durch die centralen Elemente ein Widerstand entgegenstellt, welcher die Erregung allmählig vernichtet.

*) Darunter versteht man nicht etwa ähnliche Flächen.

**) Die Gestalt dieser Fläche ist im Princip gleichgültig, der Einfachheit halber ist eine congruente Fläche angenommen.

Es wird daher die Erregung sich in der centralen Fläche nur über einen gewissen Bezirk ausbreiten können, dessen Grösse von dem Widerstande der centralen Elemente und von ihrer Dichtigkeit in der Flächeneinheit abhängig sein wird. Nimmt man an, dass der geleistete Widerstand der Stärke der Erregung proportional sei, so nimmt die Curve *b c d* die gezeichnete Gestalt an. Die Grenze des Irradiationskreises würde dort liegen, wo die Erregung den Schwellenwerth erreicht. Dem centralen Irradiationskreis entspricht demnach ein peripherer Irradiationskreis, der sich über ebensoviel Endbezirke der Fasern erstreckt, als der erstere centrale Elemente umfasst. Denken wir uns ferner einen zweiten Reiz vom Punkte *2* der Peripherie dem centralen Elemente *2* zugeführt, in solcher Nähe des Punktes *1*, dass die beiden Irradiationskreise in weiter Ausdehnung über einander fallen, so werden die beiden Curven der Erregung *b c d* und *f g h* sich zu einer gemeinsamen Curve *i k l* addiren. Rücken aber die Punkte *1* und *2* weiter aus einander, so würden an dem Gipfel dieser Curve zwei Maxima auftreten, die immer weiter aus einander rücken, je weiter sich die Punkte *1* und *2* von einander entfernen. So lange nun die beiden Irradiationskreise ein gemeinsames Maximum der Erregung zwischen sich erzeugen, kann eine Trennung der gereizten Punkte in der Wahrnehmung nicht stattfinden. Die Möglichkeit einer solchen Trennung ist erst gegeben, wenn die Punkte so weit von einander abstehen, dass sich ein doppeltes Maximum bildet. Diese Entfernung ist dann der Durchmesser eines Empfindungskreises. Man sieht ein, dass alsdann entsprechend der Weber'schen Theorie zwischen den gereizten Punkten eine gewisse Anzahl von Endbezirken der Nervenfasern liegen müsse.

Es kann gegen die gemachte Hypothese*) nicht eingewendet werden, dass die Grösse des Empfindungskreises mit der Stärke der Reize zunehmen müsse, denn die mathematische Analyse der Erregungscurven ergiebt unter den gemachten Annahmen über den Widerstand, dass bei verschiedener Höhe der Ordinaten die Entstehung der doppelten Maxima immer in derselben Entfernung der Punkte *1* und *2* von einander erfolgt. Sobald nämlich die beiden Curven sich unterhalb ihres Wendepunktes *w* schneiden, tritt in der summirten Curve das doppelte Maximum auf. Dass durch Aufmerksamkeit und Uebung die Empfindungskreise sich verkleinern, würde dadurch zu erklären sein, dass der Widerstand der centralen Elemente sich durch diesen Einfluss verstärkt, wodurch die Irradiationskreise kleiner werden und die Trennung der Maxima bei kleinerem Abstande erfolgt. Im Uebrigen ist, wie die Beobachtung lehrt, der Uebergang der doppelten in die einfache Empfindung kein scharfer, sondern ein allmähliger.

Es wird angegeben, dass die Grösse der Empfindungskreise auch durch periphere Einwirkungen auf die Haut eine Veränderung erleide. Anämie und Hyperämie der Haut sollen die Feinheit des Tastsinnes herabsetzen (Alsberg), ebenso die Zuleitung von Inductionsströmen und constanten Strömen zur Haut durch die aufgesetzten Zirkelspitzen (Suslowa).

---

*) Diese von mir im Jahre 1870 (Untersuchungen über den Erregungsprocess im Muskel- und Nervensystem, Heidelberg) veröffentlichte Hypothese muss ich gegen mancherlei Einwendungen hiermit aufrecht erhalten. Die seitdem gemachten Entdeckungen im Gebiete der Hirnphysiologie wie -Histologie haben die von mir gemachten Voraussetzungen ausreichend gerechtfertigt.

Das Tasten. — Man kann ein aktives und passives Tasten unterscheiden. Ein aktives Tasten findet statt, wenn wir die Hände oder andere Organe über die Oberfläche der Körper hin und her bewegen, um dadurch die Gestalt derselben zu erkennen. Bei dieser Art des Tastens, dessen wir uns während des Lebens gewöhnlich bedienen, combinirt sich der Ortssinn der Haut mit dem Muskelgefühl und den Bewegungsempfindungen. Bei Weitem weniger vollkommen ist das passive Tasten, wenn die Körper die ruhende Hautoberfläche berühren, wie dies beim Aufsetzen zweier Zirkelspitzen geschieht. Dasselbe ist der Fall, wenn wir Flächen oder Figuren von bestimmter Gestalt auf die Haut aufsetzen, z. B. den drei-, viereckigen oder runden Rand eines Metallrohrs. Um diese Figuren durch passives Tasten von einander zu unterscheiden, müssen sie eine gewisse Grösse für jede Hautstelle haben, so dass sie eine grössere Zahl von Empfindungskreisen einschliessen. Mit der Zungenspitze unterscheiden wir sie schon, wenn sie einen Durchmesser von 2—3 mm haben, mit den Lippen und Fingerspitzen, wenn sie etwa 4 mm, und auf dem Bauch erst, wenn sie etwa 9—10 cm im Durchmesser besitzen. — Die Schätzung der Entfernung zweier berührter Punkte hängt von der Grösse der Empfindungskreise ab. Setzt man zwei Zirkelspitzen vor dem Ohr auf die Wange und bewegt sie nach den Lippen hin, so scheinen sie dabei zu divergiren (E. H. Weber).

Täuschungen des Tastsinnes. — Täuschungen des Tastsinnes entstehen, wenn Theile unserer Hautoberfläche sich in abnormer Lage befinden. Bekannt ist die von Aristoteles schon beschriebene Täuschung, welche eintritt, wenn wir Zeige- und Mittelfinger kreuzen und zwischen denselben einen Stab hin und her schieben oder eine Erbse mit ihnen betasten. Dabei glauben wir zwei Körper statt eines zu fühlen, weil bei normaler Lage der Finger deren abgewendete Seiten nicht gleichzeitig von den genannten Körpern berührt werden können. Es geht daraus hervor, dass die Verlegung der wahrgenommenen Objecte in die Aussenwelt nur nach dem Princip der Erfahrung stattfindet. Eine andere Täuschung des Ortssinnes entsteht, wenn bei Operationen Verschiebungen der Hautflächen vorkommen, wie z. B. beim Einheilen eines Lappens der Stirnhaut in die Haut einer zerstörten Nase. Bleibt der nach unten geklappte Stirnlappen sensibel, so empfinden die Patienten einen Nadelstich daselbst in der Stirn und nicht in der Nase. Erst allmählig kann vermöge der Erfahrung der Ort der Reizung in die wirkliche Stelle verlegt werden. Bekannt ist ferner, dass Amputirte in dem verlorenen Gliede zeitweise Empfindungen zu haben glauben, sobald Reizungen der übrig gebliebenen Nervenstümpfe stattfinden, und zwar nicht nur Schmerzempfindungen, sondern auch Sinnesempfindungen aller Art. Die Verlegung dieser Empfindungen in nicht mehr vorhandene Endorgane geschieht gemäss der vorangegangenen Erfahrungen nach dem Gesetz der excentrischen Empfindung.

2. Die Temperaturempfindung.

Es giebt zwei Qualitäten der Temperaturempfindung, das Wärmegefühl und das Kältegefühl. Sobald einer Hautstelle Wärme zugeführt wird, so entsteht Wärmegefühl; sobald ihr Wärme entzogen wird, ent-

steht Kältegefühl. Es besteht daher ein subjectiver und sehr wechselnder Nullpunkt für das Temperaturgefühl, welcher der jedesmaligen Temperatur der Haut entspricht. E. H. Weber hat nachgewiesen, dass wenn wir unsere Hand durch Eintauchen in Wasser von 12 ° C. abgekühlt haben, Wasser von 18 ° C. warm erscheint und erst bei längerer Einwirkung Kältegefühl erzeugt. Wenn wir dagegen die Hand durch Eintauchen in Wasser von 36 ° C. erwärmt haben, so ruft Wasser von 18—30 ° C. sofort Kältegefühl hervor. Die Schätzung der absoluten Temperatur eines Körpers durch den Temperatursinn der Haut ist daher eine sehr ungenaue. Dieselbe wird beeinflusst einmal durch die wechselnde Temperatur der Haut selbst und durch das Wärmeleitungsvermögen der berührenden Körper. Gute Wärmeleiter, wie Metalle, erscheinen bei geringerer Temperatur als die der Haut kälter als schlechte Wärmeleiter, wie Holz, weil sie der Haut schneller Wärme entziehen als letztere.

Wenn nun auch die Haut nicht das Vermögen besitzt, absolute Temperaturen zu schätzen, so ist doch ihre Empfindlichkeit gegen Temperaturdifferenzen eine ziemlich gute. E. H. Weber hat die Feinheit des Temperatursinnes an den Fingern gemessen, indem er dieselben schnell hinter einander in Wasser von geringem Temperaturunterschiede eintauchte, und gefunden, dass man auf diese Weise noch Temperaturdifferenzen von $^1/_4$ ° C. deutlich wahrnehmen kann. Bei grosser Aufmerksamkeit lässt sich auch noch eine Differenz von $^1/_5$ ° C. unterscheiden. Um an anderen Hautstellen den Temperatursinn zu prüfen, hat Weber mit Oel gefüllte und mit Thermometern versehene Fläschchen auf die Haut aufgesetzt. Weber beobachtete, dass die Unterscheidung der Temperaturen am unvollkommensten ist, wenn man gleichzeitig zwei Finger einer Hand in Wasser verschiedener Temperatur eintaucht, dass die Unterscheidung besser gelingt, wenn man denselben Finger der rechten und linken Hand dazu benützt, dass aber die Unterscheidung am genauesten erfolgt, wenn wir denselben Finger schnell hinter einander in beide Gefässe eintauchen. Auch die Grösse der Berührungsfläche ist auf die Schätzung der Unterschiede von Einfluss. Wenn man die ganze Hand in Wasser von 29 $^1/_2$ ° R. eintaucht und zugleich einen Finger in Wasser von 32 ° R., so erscheint doch ersteres wärmer. Es scheint daher eine Summirung der Wärmeempfindungen mit der Zunahme der empfindenden Fläche stattzufinden. Weber giebt an, dass er zwischen den Temperaturgrenzen von 17—37 ° C. keinen Unterschied in der Empfindlichkeit des Temperatursinnes beobachtet habe, während spätere Untersucher (Nothnagel, Alsberg) gefunden haben wollen, dass in der Nähe der Bluttemperatur (27 bis 36 ° C.) die Unterschiedsempfindlichkeit am grössten sei und sogar bis 0,1 ° C. reiche. Die von Nothnagel angewendete Methode, zwei mit Wasser gefüllte Kupfergefässe aufzusetzen, kann ich indess nicht für zuverlässiger halten als die Weber'sche Methode, da Metallgefässe ihre Temperatur viel schneller als Glasgefässe ändern. Unter 14 ° und über 39 ° C. wird die Unterscheidung eine viel ungenauere, bei sehr niederen und hohen Temperaturen geht das Wärme- und Kältegefühl sehr bald in eine Schmerzempfindung über.

Nach E. H. Weber muss man die Schnelligkeit, mit welcher man Wärme und Kälte wahrnimmt, von der Unterschiedsempfindlich-

keit, also der Feinheit des Temperatursinnes, trennen. Wenn man die Hand in kaltes Wasser von 1—2 ° C. eintaucht, so empfindet man die Kälte am Handrücken früher und Anfangs intensiver als in der Hohlhand. Nach 8 Secunden aber beginnt das Kältegefühl in der Hohlhand stärker zu werden als am Handrücken. Trotzdem ist der Temperatursinn der Hohlhand feiner als der des Handrückens. Die Schnelligkeit der Temperaturempfindung hängt daher wahrscheinlich von der Dicke der Epidermis ab, die auf dem Handrücken geringer ist als auf der Hohlhand.

E. H. Weber hat die Feinheit des Temperatursinnes an verschiedenen Körperstellen gemessen und ist zu dem Resultate gekommen, dass sie sowohl von dem des Ortssinnes wie des Drucksinnes durchaus verschieden ist. Die Zungenspitze gehört zu den empfindlichsten Stellen und vereinigt demnach den feinsten Orts- und Temperatursinn (wahrscheinlich auch Drucksinn). Sehr merkwürdig ist die Thatsache, dass am Kopf und Rumpf die Mittellinie den schwächsten Temperatursinn besitzt und dass er nach den Seiten hin zunimmt. Die Augenlider besitzen einen feinen Temperatursinn, während sie einen schlechten Ortssinn haben; die Schläfengegend und das Ohrläppchen haben einen viel besseren Temperatursinn als die Mitte der Stirne; die Nasenflügel sind empfindlicher gegen Temperaturunterschiede als die Nasenspitze; vom Ohrläppchen nimmt auf den Backen der Temperatursinn nach den Lippen hin ab, und auch auf diesen ist er in der Mitte stumpfer als an den Seiten. Am Unterkiefer nimmt der Temperatursinn nach dem Kinn hin erheblich ab; die Schleimhaut der Nase ist sehr stumpf, der Gehörgang aber sehr empfindlich gegen Wärme und Kälte. Am Halse und am Rumpfe zeigen sich ähnliche Verschiedenheiten; am Sternum ist der Temperatursinn am schwächsten ausgebildet.

An der oberen Extremität haben die Finger den feinsten Temperatursinn. Der Ballen des Daumens zeigt eine grössere Empfindlichkeit als der kleine Finger. Die Haut über dem Ellenbogen zeigt eine grössere Empfindlichkeit gegen Temperaturen als die über dem M. biceps und triceps. Die Haut des Trochanter major ist empfindlicher als die Gegend der Crista ilii.

Sehr eigenthümlich sind die von Weber beobachteten Erscheinungen der gleichzeitigen Empfindung von Kälte und Wärme, wenn zwei Hautstellen von ungleicher Temperatur sich berühren. Hat man z. B. eine Hand in kaltem Wasser abgekühlt und berührt sie dann mit der wärmeren Hand, so hat man immer zuerst das Gefühl der Kälte und erst später tritt in der kälteren Hand das Wärmegefühl hervor, so dass beide Empfindungen abwechseln. Oder legt man die abgekühlte Hand an die warme Stirne, so empfindet man immer zuerst die Kälte. Ueberhaupt wird in solchen Fällen diejenige Temperatur vorherrschend empfunden, welche von der mittleren Hauttemperatur am meisten abweicht.

Durch sehr hohe und niedere Temperaturen wird Schmerzempfindung erregt. Hierdurch wird zugleich für einige Zeit die Temperaturempfindlichkeit stark herabgesetzt. Nach dem Eintauchen der Hand in heisses Wasser bis zum beginnenden Brennen wird beim Eintauchen in kaltes Wasser die Kälte nicht mehr empfunden. Das Temperaturgefühl kehrt erst nach einigen Minuten wieder. Der durch hohe und

niedere Temperaturen entstehende Schmerz irradiirt in erheblicher Ausdehnung, beim Eintauchen der Hand in Wasser von 6° C. bis zur Mitte des Unterarmes. Die Schmerzempfindungen durch Wärme beginnen bei 49° C., durch Kälte bei 11—12° C. und sind zuerst noch von Temperaturempfindungen begleitet. Die Intensität der Empfindung hängt bei gleichen Temperaturgraden von der Feinheit der Epidermis und der Grösse der Berührungsfläche ab. Auf dem Handrücken ist der Schmerz stärker als in der Hohlhand. Beim Eintauchen der ganzen Hand in Wasser von 49° C. ist der Schmerz stärker als beim Eintauchen eines Fingers.

Schmerzempfindungen durch Kältegrade unter Null erzeugte Weber durch Berühren mit einem in Quecksilber abgekühlten Eisenstab. Verschiedene Hautstellen verhielten sich hierbei sehr ungleich. In der Mittellinie der Stirn erzeugte —5° C. ein starkes Kältegefühl, aber keinen Schmerz, dagegen entstand hierdurch am Margo supraorbitalis nach 8 Secunden starke Schmerzempfindung. An der Zungenspitze rief —2 bis —3° C. sehr starken Schmerz hervor. Im Uebrigen scheinen diejenigen Hautstellen gegen Kälte besonders empfindlich zu sein, an denen sensible Nerven liegen, z. B. der Ellenbogen (N. ulnaris).

Die Organe und Nerven der Druck- und Temperaturempfindungen. — Eine wichtige Frage ist die, ob die Organe und Nerven des Druck- und Temperatursinnes ein und dieselben seien, oder ob es für jeden der beiden Sinne besondere specifische Organe und Nerven gebe. Nach dem Gesetz von der specifischen Energie der Nerven hat man sich zumeist schon seit längerer Zeit für die letztere Annahme entschieden. Es sprechen für diese auch der Umstand, dass Drucksinn und Temperatursinn so verschiedenartig auf der Hautoberfläche vertheilt sind. Es sprechen ferner dafür einige pathologische Beobachtungen, in denen man eine Lähmung der Druckempfindungen ohne Aufhebung der Temperaturempfindungen oder das Umgekehrte vorgefunden hat.

Dass die Temperaturempfindungen nicht allein durch Erwärmung oder Abkühlung der Nervenfasern hervorgerufen werden können, hat schon E. H. Weber gezeigt, indem er fand, dass beim Eintauchen des Ellenbogens in eiskaltes Wasser durch Abkühlung des N. ulnaris keineswegs Kälteempfindung in der Hand entsteht, sondern bei längerer Einwirkung Schmerzempfindung. Es müssen daher auch für die Temperaturempfindung specifische Endorgane existiren.

Nach dem Gesetz von der specifischen Energie der Nerven können die Nervenfasern des Drucksinnes und des Temperatursinnes nicht dieselben sein. Dass es sich in der That so verhält, ist durch Beobachtungen von Blix und fast gleichzeitig von Goldscheider bewiesen worden. Beide haben gezeigt, dass an einer Hautstelle nicht alle Punkte gegen Druck empfindlich oder gleich stark empfindlich sind, sondern dass es Punkte maximaler Druckempfindlichkeit giebt, sog. „Druckpunkte“, welche in wechselnden Abständen von einander angeordnet sind. Zwischen diesen Punkten bewirkt der Druck nur eine matte „pelzige“ Empfindung. Die Zahl der Druckpunkte in der Flächeneinheit nimmt auf den Extremitäten nach den Enden hin zu, sie sind strahlenförmig in Ketten angeordnet, welche an den behaarten Stellen

meist von einer Haarpapille ausgehen. Auf der Fingerbeere stehen sie ausserordentlich dicht.

Nach den Beobachtungen von Blix und Goldscheider lassen sich nun an solchen Hautstellen, an denen die Druckpunkte weit auseinanderstehen, z. B. an der Haut des Handgelenkes oder der Beugeseite des Vorderarmes oder am Oberschenkel, Punkte nachweisen, welche nicht druckempfindlich, aber temperaturempfindlich sind, und zwar solche, welche nur auf Kälte und wiederum andere, welche nur auf Wärme reagiren, sog. Kältepunkte und Wärmepunkte. Die Kältepunkte sind in der Regel zahlreicher als die Wärmepunkte; am dichtesten stehen beide auf den Fingern; an den Beinen aber kommen bisweilen Inseln von mehreren Quadratcentimetern zwischen ihnen vor. Nach Goldscheider sind die Wärme- und Kältepunkte auch in Ketten angeordnet, die oft gemeinsame Ausstrahlungspunkte haben; an den temperaturempfindlichen Körperstellen sind sie sehr zahlreich. Blix hat die Wärme- und Kältepunkte durch Aufsetzen eines engen, conischen, von Wasser durchströmten Rohres ermittelt; Goldscheider verwendete hierzu einen soliden, vorher temperirten Messingcylinder mit abgerundeter Spitze. Blix hat die Temperatur- und Druckpunkte auch elektrisch mit Inductionsströmen gereizt, indem er eine spitze Elektrode auf die Haut setzte und eine breite Elektrode einer andern Hautfläche anlegte. Schon durch schwache Ströme kann man an gewissen Punkten Wärme-, Kälte- und Druckempfindungen hervorrufen. Diese Thatsachen führen zu der Ueberzeugung, dass es nicht nur für Druck- und Temperaturempfindung verschiedenartige Terminalorgane und Nervenfasern in der Haut giebt, sondern dass dies auch für die Wärme- und Kälteempfindung der Fall ist. In der That sind auch Kälte- und Wärmeempfindung qualitativ so verschiedenartig, dass sie nicht durch den Erregungsvorgang derselben Nervenfasern zur Wahrnehmung kommen können. Es wird dadurch die Hering'sche Theorie der Temperaturempfindung widerlegt, nach welcher Wärme- und Kältegefühl durch Assimilirung und Dissimilirung der Substanzen in demselben Sinnesapparat hervorgerufen werden soll.

Die Dichtigkeit der Druckpunkte steht offenbar in Beziehung zu dem Ortssinne der Haut. Man könnte daher annehmen, dass ein oder mehrere benachbarte Druckpunkte den Endbezirk einer Nervenfaser vorstellen, die demnach durch grössere oder kleinere Lücken von einander getrennt wären. Die gefundenen Thatsachen würden sich soweit mit der oben gegebenen Theorie der Empfindungskreise vereinigen lassen. Im Widerspruch hiermit steht aber die Angabe von Goldscheider, dass auch auf Hautstellen von geringem Ortssinn eine Doppelempfindung entstehe, wenn man zwei feine Spitzen in geringen Entfernungen von etwa 0,5 mm auf zwei Druckpunkte benachbarter Ketten derselben aufsetzt. An den Fingern soll sogar die Distanz von 0,1 mm, am Rücken von 4—6 mm empfunden werden. Doch bedürfen derartige subjective Beobachtungen immer erst der Bestätigung, bevor sie zu weiteren Schlussfolgerungen dienen können.

Welche von den in der Haut bisher gefundenen Terminalorganen der Druckempfindung und welche den Temperaturempfindungen dienen, ist zunächst gänzlich unbekannt. Die Annahme, dass Tastkörperchen

und Tastzellen für die Druckempfindungen bestimmt sind, hat einige Wahrscheinlichkeit für sich.

3. Die Allgemeinempfindungen der Haut.

Zu den Allgemeinempfindungen der Haut gehört das allen mit sensibeln Nerven versehenen Organen zukommende Schmerzgefühl, welches auftritt, wenn abnorm starke Reize einwirken. Man hat sich mit der Frage beschäftigt, ob das Schmerzgefühl der Haut durch besondere Nerven vermittelt wird, oder ob die stärkere Erregung der Druck- oder Temperaturnerven der Haut an sich Schmerzempfindungen hervorruft. Es sprechen viele Umstände für die Annahme besonderer Schmerznerven, denn wir wissen, dass sehr starke Erregung des Seh- und Hörnerven niemals eine specifische Schmerzempfindung verursachen können, dass ferner die inneren Organe, welche keine Sinnesempfindungen vermitteln, mit schmerzempfindlichen Nerven versehen sind. Es ist daher sehr unwahrscheinlich, dass die Haut davon eine Ausnahme machen sollte. Ebenso sprechen pathologische Erfahrungen dafür, da in den Zuständen von Analgesie die Tast- und Temperaturempfindung der Haut erhalten sein können. Ueberhaupt wissen wir, dass Schmerzempfindung und Tastempfindung verschiedene Leitungsbahnen im Rückenmark haben (s. S. 504).

Das Kitzelgefühl der Haut entsteht nur bei leisen, kurz dauernden und schnell wechselnden Berührungen. Es beruht vielleicht darauf, dass die Tastnerven diskontinuirlich gereizt werden. Das Wollustgefühl, welches der Haut und Schleimhaut der äusseren Geschlechtsorgane angehört, wird wahrscheinlich durch mit besonderen Endorganen versehene Nerven vermittelt.

B. Der Gesichtssinn.

Das Organ des Gesichtssinnes, das Auge, besteht aus den lichtzuführenden und den lichtpercipirenden Theilen. Die ersteren sind die lichtbrechenden Medien des Auges, die Cornea, der Humor aqueus, die Linse mit Linsenkapsel und der Glaskörper; die letzteren bestehen aus dem Sehnerven mit seiner Ausbreitung in der Netzhaut. Der Sehnerv mit seinem Endorgan und den ihm zugehörigen Centren heisst der „Sehnervenapparat“.

Die Dimensionen des menschlichen Augapfels sind folgende: Eine durch den Mittelpunkt der Cornea und den geometrischen Mittelpunkt des Auges gedachte Linie ist die geometrische oder anatomische Augenaxe, eine durch den Mittelpunkt senkrecht auf die Axe gelegte Ebene die Aequatorialebene, deren senkrechter Durchmesser die Höhenaxe und horizontaler Durchmesser die Queraxe ist. Brücke fand am Auge des Erwachsenen für die äussere Augenaxe eine Länge von 23—26 mm, für die Höhenaxe 21,5—25 mm, für die Queraxe 22,8—26 mm. Die Dicke der Hornhaut beträgt in der Mitte 0,88—1,10 mm und nimmt nach dem Rande hin merklich zu.

Die Iris erscheint im lebenden unverletzten Auge in Folge der an der Cornea stattfindenden Strahlenbrechung stark nach vorn gewölbt. Betrachtet man das Auge unter Wasser, indem man ein an das Gesicht anschliessendes Gefäss (Orthoskop) ansetzt, so sieht man, dass die Iris ziemlich flach ist und mit ihrem Pupillarrande der Linse dicht anliegt (Czermak). Auch wirft bei schräger Beleuchtung des Auges mit einer Sammellinse die Iris keinen Schatten auf die vordere Linsenfläche (Helmholtz). Die Entfernung der vorderen Hornhautfläche von der vorderen Linsenfläche beträgt etwa 4 mm, die Dicke der Linse ebenfalls 4 mm.

1. Die Optik des Auges.

a) Die Lichtbrechung.

Die in das Auge einfallenden Lichtstrahlen erleiden auf ihrem Wege eine solche Brechung, dass ein umgekehrtes Bild der äusseren Gegenstände auf dem Augenhintergrunde, der Netzhaut, entsteht. Man hat daher das Auge in seiner Construktion mit einer Camera obscura verglichen. Dass ein reelles Bild der Objecte auf dem Augenhintergrunde entstehen müsse, hatte Kepler aus der Theorie der Linsen berechnet. Der Jesuitenpater Scheiner in Rom zeigte dieses Bildchen auf der Netzhaut des menschlichen Auges nach Fortnahme der Sclera und Chorioidea im Jahr 1625. Man sieht dieses Bild sehr deutlich an dem ausgeschnittenen Auge eines albinotischen (weissen) Kaninchens durch die Sclera hindurch schimmern. A. W. Volkmann beobachtete das Netzhautbild einer hellen Flamme bei Personen mit wenig pigmentirten Augen im inneren Augenwinkel, wenn das Auge stark nach auswärts gewendet wurde.

Brechungsexponent der Augenmedien. — Um zu ermitteln, an welchen Flächen des Augapfels die Lichtbrechung stattfindet, muss der „Brechungsexponent“ (-index) der brechenden Medien bekannt sein. Ist an der Grenze eines brechenden Mediums gegen Luft der Einfallswinkel des aus der Luft kommenden Strahles $= \alpha$, der Brechungswinkel in dem Medium $= \beta$, so ist der Brechungsexponent $n = \frac{\sin \alpha}{\sin \beta}$. Die von Brewster, W. Krause und Helmholtz bestimmten Brechungsexponenten der Cornea, des Humor aqueus und des Glaskörpers sind nahezu gleich und zwar $\frac{103}{77} = 1,3379$, also etwas grösser als der des Wassers, welcher $\frac{4}{3} = 1,33\ldots$ ist. Die Linse, welche aus den Linsenfasern zusammengesetzt ist, besteht aus concentrischen Schichten, deren Brechungsvermögen von Aussen nach Innen zunimmt. Der mittlere Brechungsexponent der Linse ist $\frac{16}{11} = 1,4545\ldots$

Brechende Flächen. — Da das Brechungsvermögen der Cornea und des Humor aqueus als gleich betrachtet werden kann, so ergeben sich, wenn man von dem verschiedenen Brechungsvermögen der Linsenschichten absieht, drei brechende Flächen des Augapfels: 1. die

vordere Fläche der Cornea, 2. die vordere Linsenfläche, 3. die hintere Linsenfläche.

Die Stärke der Lichtbrechung zwischen zwei Medien hängt cet. par. von dem Verhältniss ihrer Brechungsexponenten ab. Daraus folgt, dass an der vorderen Fläche der Cornea eine stärkere Lichtbrechung stattfindet, als an den Linsenflächen, da $\frac{1,3379}{1}$ grösser ist als $\frac{1,45}{1,33}$ $= 1,09$. Zwischen Luft und Cornea ist die Lichtbrechung demnach stärker als zwischen Humor aqueus oder Glaskörper und Linse. Daraus erklärt es sich, dass nach Verlust der Linse bei Staaroperationen noch undeutliche Bilder auf der Netzhaut entstehen, die durch Vorsetzen einer starken Convexlinse deutlich gemacht werden können.

Gestalt der brechenden Flächen. — Die Richtung der Lichtstrahlen im Auge hängt nicht nur von dem Brechungsvermögen der Augenmedien ab, sondern auch wesentlich von der Gestalt der brechenden Flächen. Dieselben können am Auge des Cadavers nicht hinreichend genau ermittelt werden, da der Augapfel schnell collabirt und der geringste Druck eine Veränderung der Flächen verursacht. Die vordere Fläche der Cornea, die vordere und hintere Linsenfläche sind in ihren mittleren Abschnitten, welche für das Sehen in Betracht kommen, nahezu sphärische Flächen, weichen aber nach der Peripherie mehr oder weniger davon ab. Betrachtet man sie als sphärische Fläche, so kann man ihre Krümmung durch die Grösse der Krümmungsradien ausdrücken.

Am todten Auge erkennt man bereits, dass die hintere Linsenfläche die stärkste Krümmung besitzt, dann folgt die vordere Fläche der Cornea: die schwächste Krümmung zeigt die vordere Linsenfläche. Eine genaue Bestimmung der Krümmungen ist indess nur am lebenden Auge mit Hilfe des von Helmholtz construirten Ophthalmometers möglich. Die Methode der Untersuchung,

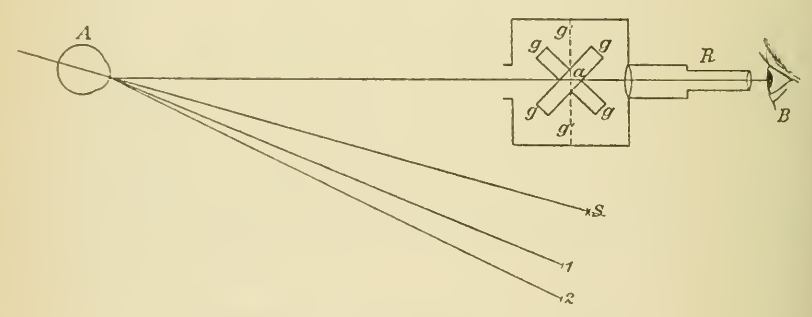


Fig. 158. Das Ophthalmometer von Helmholtz.

welche zuerst von Kohlrausch und Senff angegeben worden ist, beruht darauf, dass man die Grösse der Spiegelbildchen misst, welche von den brechenden Flächen reflectirt werden. Aus der Grösse des von einem Convexspiegel reflectirten Bildes eines Objectes kann man den Krümmungsradius desselben berechnen. Das Ophthalmometer dient bei dieser Untersuchung dazu, die Grösse der Reflexbilder zu messen, ohne dass die Bewegungen des Augapfels einen störenden Einfluss ausüben.

Bei der Untersuchung mit dem Ophthalmometer werden zwei Flammen so aufgestellt, dass sie von der Hornhaut des zu untersuchenden Auges reflectirt werden, und es wird die Entfernung der beiden Spiegelbilder von einander gemessen. Das Ophthalmometer bebesteht (Fig. 158) aus zwei dicken planparallelen Glasplatten gg, welche um die gemeinsame Axe a übereinander stehend drehbar sind. In der Stellung $g' g'$ senkrecht gegen die Axe des Instrumentes befinden sich beide in der Nulllage und verschieben sich durch eine Vorrichtung um gleiche Winkel nach entgegengesetzten Richtungen, deren Grösse an einer Theilung abgelesen wird. Durch das Fernrohr R des Apparates sieht der Beobachter B nach dem zu untersuchenden Auge A, dessen Hornhaut die Spiegelbilder der beiden Flammen *1* und *2* in das Auge des Beobachters wirft; das beobachtete Auge blickt nach dem Sehzeichen S. Stehen die beiden Glasplatten des Ophthalmometers auf dem Nullpunkte, so erscheinen beide Reflexbilder an demselben Orte, wo sie auch ohne Vorhandensein der Glasplatten sich befinden würden. Kreuzen sich aber die Glasplatten unter irgend einem Winkel, so wird die eine Hälfte der Strahlen nach der einen, die andere nach der anderen Seite verschoben, und es entstehen Doppelbilder der beiden Flammen. Verschiebt man die Glasplatten so weit, bis von den vier Bildern die beiden mittleren sich gerade decken, oder die vier Bilder in gleichen Abständen stehen, so kann man aus dem Winkel der Drehung die Abstände der Spiegelbilder berechnen, wenn man gewisse Constanten des Instrumentes kennt.

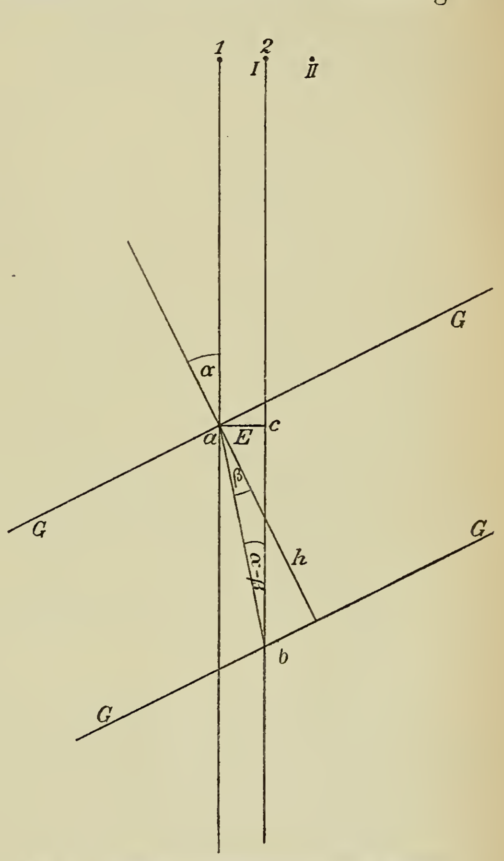


Fig. 159. Gang der Strahlen im Ophthalmometer.

Es sei in Fig. 159 die eine der beiden Glasplatten GG, GG um den Winkel α aus der Nulllage gedreht. Der von dem Reflexbilde *1* einfallende Lichtstrahl, welcher die Glasplatte in a trifft, bildet daher mit einem in a auf der Glasplatte errichteten Einfallsloth den Winkel α. Der gebrochene Strahl, welcher mit dem Einfallsloth den Winkel β einschliesst, trifft die hintere Fläche der Glasplatte in b und tritt parallel mit dem einfallenden Strahl daselbst aus. Der Einfachheit halber sei angenommen, dass die andere Glasplatte des Instrumentes

fortgenommen sei, so erblickt der Beobachter das Bild *1* durch die leere Hälfte des Instrumentes an der wirklichen Stelle, durch die in der andern Hälfte befindliche Glasplatte aber nach dem Punkte *2* hin verschoben. Es sei nun diese Verschiebung durch die Drehung der Glasplatte um den Winkel α gerade so gross, dass das Reflexbild *2*, welches durch die leere Hälfte gesehen wird, mit dem verschobenen Reflexbild *1* zusammenfällt, so dass man im Ganzen drei Reflexbilder sieht (die verschobenen sind mit römischen Zahlen bezeichnet), so lässt sich folgende Berechnung anstellen: Die Entfernung E der beiden Bilder *1* und *2* ist gleich dem Lothe $a\,c$ von a auf den Strahl *2*. Der Strahl *2* bildet mit $a\,b$ den Winkel $\alpha-\beta$. Also ist $E = a\,b \cdot \sin(\alpha-\beta)$. Ist ferner h die gegebene Dicke der Glasplatte, so ist $a\,b = \frac{h}{\cos\beta}$; folglich ist $E = \frac{h \cdot \sin(\alpha-\beta)}{\cos\beta}$. Würden wir nun statt einer beide Glasplatten anwenden, so würde die Verschiebung bei demselben Winkel α das Doppelte betragen; alsdann ist $E = 2 \cdot h\,\frac{\sin(\alpha-\beta)}{\cos\beta}$. Von diesen Grössen ist h gegeben, α wird beobachtet, und β wird aus der Formel $n = \frac{\sin\alpha}{\sin\beta}$ berechnet, in der n der gegebene Brechungsexponent des Glases ist.

Die Resultate der Messungen für die Krümmung der brechenden Flächen sind folgende: 1. Die vordere Fläche der Cornea besitzt in ihrem Scheitel einen Krümmungsradius von 8 mm. Dieselbe nähert sich in ihrer Gestalt einem Ellipsoid, dessen grosse Axe meist horizontal liegt; die halbe grosse Axe beträgt 12, die halbe kleine Axe 9 mm. 2. Die vordere Fläche der Linse hat einen Krümmungsradius von 10 mm bei vollkommen erschlaffter Accommodation. 3. Die hintere Fläche der Linse besitzt einen Krümmungsradius von 6 mm.

Die Krümmungsmittelpunkte der drei brechenden Flächen liegen nahezu auf einer geraden Linie, welche die optische Augenaxe heisst und von der geometrischen Axe nur wenig abweicht. Das Auge besteht demnach aus einem centrirten System brechender Flächen.

Gang der Lichtstrahlen in einem centrirten System. — Die Wirkung der brechenden Medien lässt sich zwar im Allgemeinen mit der einer Convexlinse in einer Camera obscura vergleichen; aber die Verhältnisse sind im Augapfel desshalb complicirter als in einer Camera, weil in letzterer der Lichtstrahl nach seiner Brechung in den Linsen wieder in Luft eintritt, was beim Auge nicht der Fall ist, und weil die Entfernungen der brechenden Flächen von einander in den Linsen einer Camera gegenüber der Entfernung des Bildes von ihnen sehr klein sind, während diese Entfernungen im Auge wesentlich in Betracht kommen.

Am einfachsten gestaltet sich der Gang der Lichtstrahlen unter der Annahme eines brechenden Mediums, in welches die Lichtstrahlen an einer convexen sphärischen Fläche eintreten. Wenn z. B. (Fig. 160A) $A\,B\,C$ die optische Axe vorstellt und sich bei B die Kugelfläche eines stärker als Luft brechenden Mediums befindet, so wird der mit der optischen Axe parallele Strahl $a\,b$ nach f gebrochen.

Derselbe bildet mit dem vom Krümmungsmittelpunkt C nach b gezogenen Einfallsloth den Einfallswinkel α und den Brechungswinkel β. Es lässt sich zeigen, dass alle Strahlen, welche parallel mit der optischen Axe AB nicht weit von dieser entfernt einfallen, in dem Punkte f vereinigt werden, welcher der Brennpunkt ist. Die Entfernung Bf ist die Brennweite. Man nenne die Brennweite f und den Krümmungsradius r, so ist $f - r : r = \sin\beta : \sin(\alpha - \beta) = \beta : (\alpha - \beta)$ (da α und β sehr kleine Winkel sind, wenn der Strahl ab nicht weit von der Axe entfernt ist). Man erhält daher

$$f = r \cdot \frac{\alpha}{\alpha - \beta} = r \cdot \frac{\frac{\alpha}{\beta}}{\frac{\alpha}{\beta} - 1},$$ und da für diesen Fall $\frac{\alpha}{\beta} = \frac{\sin\alpha}{\sin\beta} = n$, dem Brechungsexponent, gesetzt werden kann, so erhält man $f = \frac{r \cdot n}{n - 1}$.

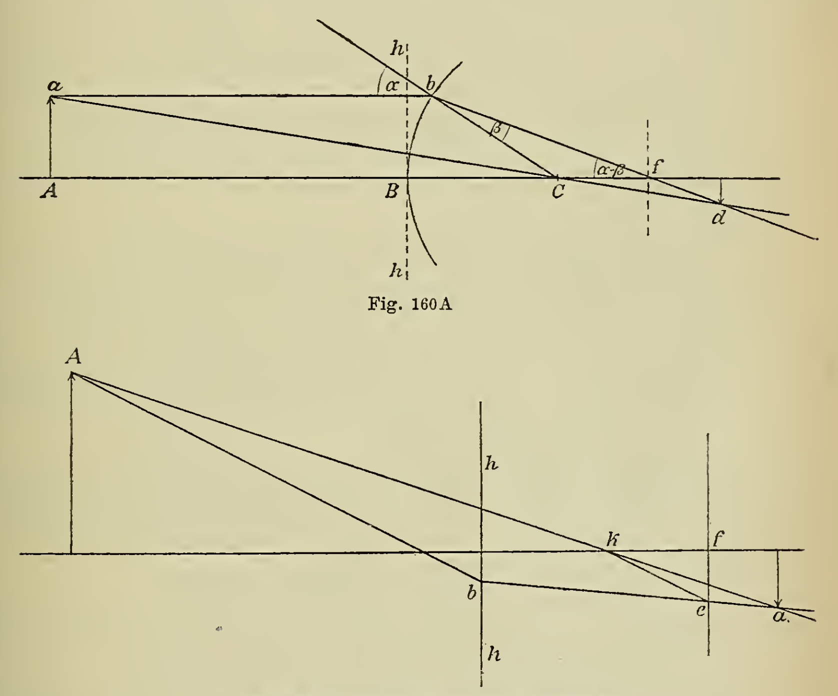


Fig. 160 A

und Fig. 160 B. Brechung an einer Kugelfläche.

Alle Strahlen, welche nach dem Mittelpunkte C der brechenden Fläche gerichtet sind, gehen ungebrochen durch dieselbe hindurch. Dieser Punkt bildet in dem vorliegenden einfachen Falle den sog. Knotenpunkt, in welchem sich demnach alle Strahlen schneiden, welche in dem ersten Medium nach ihm hin gerichtet sind. Der Punkt B auf der optischen Axe, wo dieselbe die brechende Fläche schneidet, bildet in diesem Falle den sog. Hauptpunkt, und eine durch ihn senkrecht zur Axe gelegte Ebene hh die Hauptebene. Für Strahlen,

welche nicht zu weit von der optischen Axe entfernt sind, fallen die Punkte der Hauptebene mit denen der brechenden Fläche nahezu zusammen; der Punkt b kann also in der Hauptebene liegend angesehen werden. Die durch den Brennpunkt f senkrecht zur Axe gelegte Ebene ist die Brennebene.

Die Construktion eines Bildpunktes für den Objectpunkt a kann in folgender Weise vorgenommen werden: Man zieht von a einen Strahl durch den Knotenpunkt C und verlängert ihn, ferner einen zweiten Strahl $a\,b$ parallel zur optischen Axe und verlängert den gebrochenen Strahl $b\,f$ über den Brennpunkt, bis er den ersten Strahl schneidet. Alsdann ist der Schnittpunkt d der Bildpunkt des Objectpunktes a. Es entsteht bei d ein umgekehrtes reelles Bild eines Objectes bei A.

Um den Gang eines beliebig gerichteten Lichtstrahles zu finden (Fig. 160 B), z. B. des Strahles $A\,b$, der von dem Objectpunkte A ausgeht und die Hauptebene $h\,h$ nicht weit von der optischen Axe in b trifft, construirt man die Brennebene durch den Punkt f und zieht vom Knotenpunkte K eine mit $A\,b$ parallele Linie, welche die Brennebene in e trifft. Man verbindet b mit e, zieht durch den Knotenpunkt von A aus einen ungebrochenen Strahl und verlängert beide Linien, bis sie sich in a treffen. Es ist dann $b\,e\,a$ der gebrochene Strahl, und a ist der Bildpunkt des Objectpunktes A. Die Grössen des Objects und Bildes verhalten sich in dem betrachteten Falle wie ihre Entfernungen vom Knotenpunkte.

Complicirter gestaltet sich der Gang der Lichtstrahlen in einem centrirten System brechender Flächen. Auch eine Convexlinse, welche biconvex, planconvex oder convex concav gestaltet ist und bekanntlich auch umgekehrte reelle Bilder erzeugt, stellt schon ein solches System dar. Doch kann man für eine Linse die Verhältnisse vereinfachen, wenn die Entfernung der Objecte und Bilder gegenüber der Dicke der Linse als sehr gross betrachtet und Knotenpunkt und Hauptpunkt in den Mittelpunkt der Linse verlegt werden können.

Für ein System brechender Flächen, wie das des Auges, ist eine solche Vereinfachung nicht möglich. Von Gauss ist für ein centrirtes System brechender Flächen von beliebiger Zahl die Strahlenbrechung mathematisch entwickelt und von Listing hieraus folgende Construktion für den Gang der Strahlen abgeleitet worden.

Es sei (Fig. 161 A) $A\,B$ die optische Axe des Systems, dessen brechende Flächen in der Zeichnung fortgelassen sind, so lassen sich folgende auf der Axe liegenden Cardinalpunkte berechnen:

1. Ein solches System besitzt zwei Brennpunkte, einen vorderen f_1 in dem ersten Medium, aus welchem die Strahlen herkommen, und einen hinteren Brennpunkt f_2 in dem letzten Medium. Alle Strahlen, welche vom vorderen Brennpunkt aus auf das System auffallen, gehen nach der Brechung im System im letzten Medium parallel der optischen Axe, und alle Strahlen, welche parallel zur optischen Axe aus dem ersten Medium kommen, werden im letzten Medium in dem hinteren Brennpunkte vereinigt. Die durch diese Punkte zur optischen Axe senkrecht gelegten Ebenen sind die vordere und hintere Brennebene.

2. Das System besitzt zwei Hauptpunkte, den vorderen oder ersten und den hinteren oder zweiten Hauptpunkt, h_1 und h_2.

Die durch sie senkrecht zur Axe gelegten Ebenen sind die erste und zweite Hauptebene.

Die Hauptebenen haben folgende Bedeutung: Will man den Gang eines parallel zur optischen Axe aus dem ersten Medium einfallenden Strahles im letzten Medium construiren, so verlängert man ihn bis zur zweiten Hauptebene und verbindet den Schnittpunkt mit dem hinteren Brennpunkt. Der Strahl ab (Fig. 161 A) besitzt im letzten Medium die Richtung bf_2. Will man den Gang eines aus dem ersten

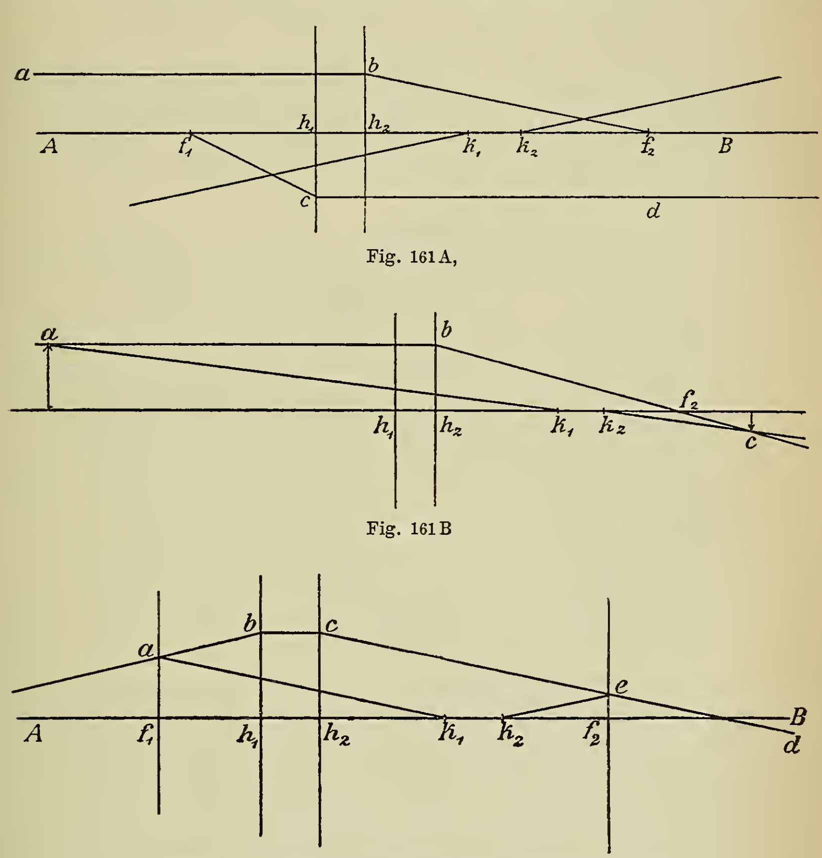


Fig. 161 A,

Fig. 161 B

und Fig. 161 C. Centrirtes optisches System nach Listing.

Brennpunkt f_1 kommenden Strahles im letzten Medium finden, so verlängert man ihn bis zur ersten Hauptebene und zieht durch den Schnittpunkt c eine mit der Axe parallele Linie cd.

3. Das System besitzt zwei Knotenpunkte, einen vorderen oder ersten k_1 und einen hinteren oder zweiten k_2, welche ebenso weit von einander entfernt sind wie die beiden Hauptpunkte.

Die Bedeutung der beiden Knotenpunkte ist folgende: Zieht man aus dem ersten Medium einen beliebigen Strahl nach dem ersten Knotenpunkte, so geht er parallel mit sich selbst verschoben nach der letzten Brechung durch den zweiten Knotenpunkt.

Man nennt die Entfernung des vorderen Brennpunktes von der ersten Hauptebene die erste oder vordere Hauptbrennweite $f_1 h_1$, die Entfernung des hinteren Brennpunktes von der zweiten Hauptebene die zweite oder hintere Hauptbrennweite $f_2 h_2$. Zwischen den Cardinalpunkten bestehen folgende Beziehungen:

Es ist $f_1 k_1 = f_2 h_2$; $f_1 h_1 = f_2 k_2$; $h_1 h_2 = k_1 k_2$.

Ist nun ferner der Brechungsexponent des ersten Mediums n_1 und der des letzten Mediums n_2, so besteht die Beziehung:

$$\frac{f_1 h_1}{n_1} = \frac{f_2 h_2}{n_2},$$

d. h. die Hauptbrennweiten verhalten sich wie die Brechungsexponenten des ersten und letzten Mediums. Für das Auge würde das erste Medium, aus welchem die Strahlen auffallen, die Luft sein, deren Brechungsexponent gleich 1 zu setzen wäre, das letzte Medium der Glaskörper.

Bei der Construction eines Bildes von einem nicht weit von der optischen Axe entfernten Objecte kann man nun in folgender Weise verfahren. Man zieht von dem Objectpunkte a (Fig. 161 B) einen Strahl parallel zur optischen Axe, welcher die zweite Hauptebene im Punkte b schneidet und zieht von b den gebrochenen Strahl nach dem hinteren Brennpunkte f_2. Ein zweiter nach dem ersten Knotenpunkt gerichteter Strahl $a k_1$ geht nach der Brechung im letzten Medium parallel mit sich selbst durch den zweiten Knotenpunkt k_2. Wo die beiden verlängerten Strahlen sich schneiden, befindet sich der Bildpunkt c.

Man kann auch den Gang eines beliebig gerichteten Strahles construiren. Der Strahl ab (Fig. 161 C) treffe die erste Hauptebene in b; man ziehe von b parallel zur optischen Axe die Linie bc nach der zweiten Hauptebene, lege durch den zweiten Knotenpunkt k_2 eine Linie parallel zum Strahl ab, welche die zweite Brennebene in e trifft, und verbinde c mit e, so ist der Strahl ced der gebrochene Strahl im letzten Medium. Statt der zweiten Brennebene und des zweiten Knotenpunkts kann man auch die erste Brennebene und den ersten Knotenpunkt zur Construction benutzen. Man verbinde den Punkt a, in welchem der einfallende Strahl die erste Brennebene schneidet, mit dem ersten Knotenpunkte k_1 und ziehe von c aus eine mit $a k_1$ parallele Linie, welche mit dem gebrochenen Strahl ced zusammenfällt, weil $bc = k_1 k_2$ ist.

Zieht man von einem beliebig gelegenen Objectpunkte einen beliebig gerichteten Strahl und einen zweiten zum ersten Knotenpunkt, so liegt der Bildpunkt in dem Schnittpunkte der beiden gebrochenen Strahlen.

Die Cardinalpunkte des Auges. — Die von Listing für das Auge ausgeführten Berechnungen über die Lage der Cardinalpunkte desselben haben das sog. schematische Auge ergeben, das in Fig. 162 vergrössert dargestellt ist. Es liegt der erste Brennpunkt f_1 in einer Entfernung von 12,8 mm vor der vorderen Fläche der Hornhaut. Die beiden Hauptpunkte h_1 und h_2 liegen sehr nahe bei einander im Humor aqueus etwa in der Mitte zwischen Hornhaut und Linse. Der erste Hauptpunkt liegt 2,17 mm, der zweite 2,57 mm hinter der vorderen Fläche der Hornhaut. Die beiden Knotenpunkte k_1 und k_2 liegen dicht

vor der hinteren Fläche der Linse, der erste 0,76 mm, der zweite 0,36 mm von derselben entfernt. Der zweite Brennpunkt f_2 liegt 14,65 mm hinter der hinteren Linsenfläche. Bei einem normalen auf die Entfernung eingestellten Auge fällt er in die Netzhaut.

Da die beiden Hauptpunkte und Knotenpunkte nur 0,4 mm von einander entfernt sind, so kann man für praktische Zwecke ihre Entfernung vernachlässigen. Diese Vereinfachung ergiebt nach Listing das sog. „reducirte Auge". Man denkt sich ein Auge, welches nur aus einem brechenden Medium vom Brechungsvermögen des Humor aqueus des Glaskörpers besteht und dessen vordere convexe Fläche ll (Fig. 162) zwichen den beiden Hauptpunkten gelegen ist. Der Krümmungsmittelpunkt dieser Fläche liegt im gemeinsamen Knotenpunkt. Alsdann sind alle Verhältnisse auf den einfachen Fall reducirt, dass die Brechung nur an der convexen sphärischen Fläche eines Mediums

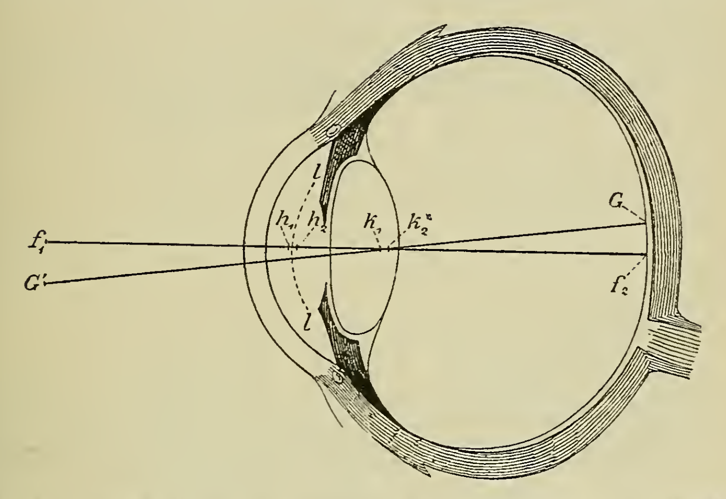


Fig. 162. Schematisches Auge mit Cardinalpunkten: $f_1 f_2$ optische Axe, $G G'$ Gesichtslinie.

stattfindet. Die Construction des Ganges der Lichtstrahlen und der Bilder geschieht daher ebenso, wie es in Fig. 160 A u. B angegeben ist. Es sei (Fig. 163 A) hh die Hauptebene, welche in der Nähe der optischen Axe mit der vorderen Fläche des reducirten Auges zusammenfällt, k sei der gemeinsame Knotenpunkt, f_2 der hintere Brennpunkt.

Für einen Objectpunkt A, welcher nicht weit von der optischen Axe liegt, verfährt man am einfachsten, indem man den mit der Axe parallelen Strahl Ab bis zur Hauptebene zieht und b mit dem hinteren Brennpunkte f_2 verbindet, sodann durch den Knotenpunkt k den ungebrochenen Strahl legt, der sich mit dem anderen in dem Bildpunkte a schneidet. Auch kann man zur Construction den vorderen Brennpunkt f_1 benutzen, von A durch diesen den Strahl Af_1c ziehen, so muss eine mit der Axe durch c gezogene parallele Linie der gebrochene Strahl sein, welcher den Strahl Ak ebenfalls im Objectpunkte a schneidet.

Man kann ferner einen beliebig gerichteten Strahl zur Construction benutzen. Man ziehe vom Punkte A einen ungebrochenen Strahl Ak

(Fig. 163B) und einen beliebigen Strahl Ab, lege durch k eine Parallele zu Ab, welche die hintere Brennebene in e schneidet, und verbinde b mit e. Die Strahlen Ak und be schneiden sich im Bildpunkte a.

Für Objectpunkte, welche weit entfernt von der optischen Axe liegen, gelten die gegebenen Constructionen nicht mehr. Es ist aber von Fick und Hermann gezeigt worden, dass das Auge auch für diesen Fall sehr vortheilhaft gebaut ist. Es besitzt dadurch einen grossen Vorzug vor der Camera obscura, dass es ein weit grösseres Gesichtsfeld liefert als diese, weil sein Hintergrund eine Kugelschale bildet. In Folge dessen entwirft es auch von den seitlichen Partien des Gesichtsfeldes deutliche Bilder, wenn es auf eine gewisse Entfernung eingestellt ist. Das Auge ist, wie man sagt, periskopisch

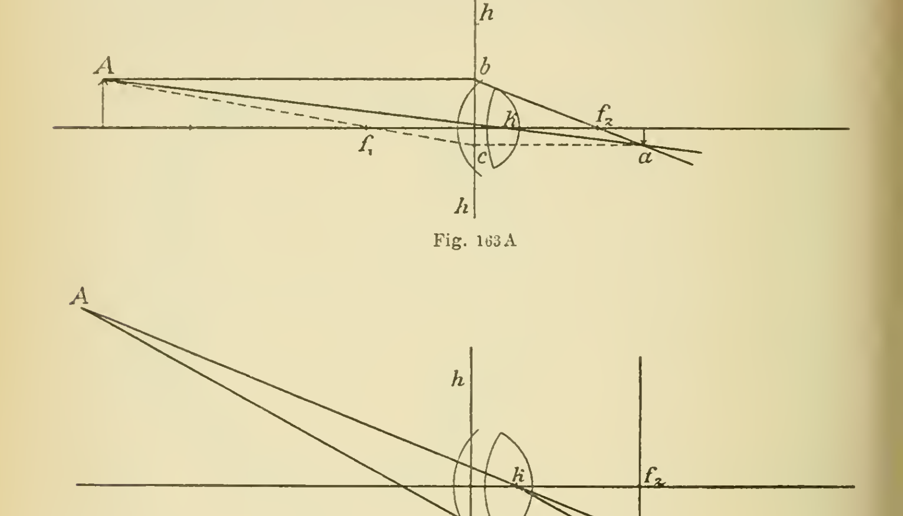


Fig. 163A

und Fig. 163B. Construction der Bilder im reducirten Auge.

gebaut, und zu diesem Vortheil trägt nach Hermann namentlich der geschichtete Bau der Linse bei.

Zieht man von einem Objectpunkt einen Strahl durch den Knotenpunkt bis zur Netzhaut, so nennt man diesen den Richtungsstrahl und den Winkel, welchen die Richtungsstrahlen zweier Objectpunkte einschliessen, den Sehwinkel oder Gesichtswinkel. Ist nun das Auge auf eine bestimmte Entfernung eingestellt, so erzeugen nahezu alle in derselben Entfernung befindlichen Punkte des ganzen Gesichtsfeldes deutliche Bilder auf der Netzhaut. Um daher für diesen Fall den Bildpunkt irgend eines Objectpunktes zu finden, zieht man von diesem eine gerade Linie durch den gemeinsamen Knotenpunkt bis zur Netzhaut. Der gemeinsame Knotenpunkt ist zugleich der Kreuzungspunkt aller Richtungsstrahlen.

Die Accommodation des Auges. — Ein deutliches Sehen kann

nur stattfinden, wenn scharfe Bilder auf der Netzhaut entstehen, d. h. wenn alle von einem Objectpunkte aus auffallenden Strahlen durch die Brechung auch wieder in einem Punkte der Netzhaut vereinigt werden. Ist dies nicht der Fall, so geben dieselben auf der Netzhaut einen Zerstreuungskreis, sei es, dass sie sich vor derselben vereinigen oder erst hinter derselben vereinigen würden.

Die Fähigkeit des Auges, sich auf Objecte in verschiedener Entfernung scharf einzustellen, nennt man die Accommodation oder Adaption.

Nach optischen Gesetzen kann das Auge nicht zu gleicher Zeit zwei Objecte in verschiedener Entfernung deutlich sehen; aber es vermag schnell hinter einander den einen und den anderen Gegenstand scharf wahrzunehmen. Fixiren wir den näheren Gegenstand, so erscheint der entferntere in undeutlichen Contouren und ebenso umgekehrt. Die von einem unendlich weit entfernten Punkte kommenden, mit der optischen Axe parallelen Strahlen ab und cd (Fig. 164) vereinigen sich in dem Brennpunkte f, welcher in der Retina liegt, wenn das Auge auf unendliche Entfernung eingestellt ist. Die von einem näheren Punkte n

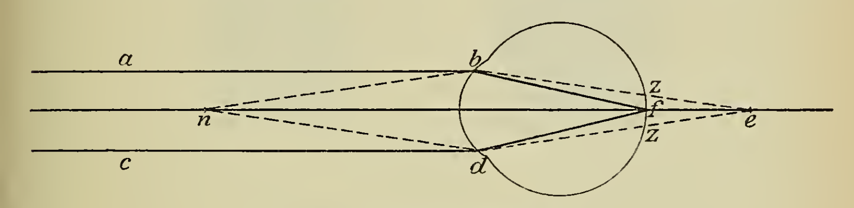


Fig. 164. Zerstreuungskreis.

kommenden Strahlen nb und nd können sich daher nicht auf der Netzhaut vereinigen, sondern würden sich erst hinter der Netzhaut in einem Punkte e schneiden, so dass das ganze Strahlenbündel auf der Netzhaut den Zerstreuungskreis zz bildet.

Wenn nun ein deutliches Bild des Punktes n auf der Netzhaut entstehen soll, so müsste entweder durch Verlängerung des Augapfels die Netzhaut bis zum Punkte e verschoben werden, oder es müsste die Brechung der Lichtstrahlen nb und nd so verstärkt werden, dass sie sich schon auf der Netzhaut vereinigen. Die erstere Art der Einstellung findet bei optischen Instrumenten statt, wie bei der Camera obscura. Es lässt sich aber beweisen, dass eine solche Einstellung am Auge nicht möglich ist, da eine sehr beträchtliche Verlängerung des Bulbus hierzu erforderlich wäre. Auch würde bei dem herrschenden intraoculären Druck eine grosse Kraft hierzu nöthig sein, und schliesslich giebt es keine Muskeln, welche diese Arbeit verrichten könnten. Bei einer Verlängerung des Bulbus würde auch, da diese Bewegung im Inneren der Augenhöhle nach hinten hin Widerstand findet, ein Hervortreten der Cornea in merklichem Grade beobachtet werden, was nach Messungen von Helmholtz bei der Accommodation für die Nähe nicht im Geringsten der Fall ist.

Die Accommodation für die Nähe geschieht durch eine Gestaltsveränderung der Linse, bei welcher eine stärkere Krümmung der vorderen Fläche derselben stattfindet. In Folge

dessen werden die auffallenden Lichtstrahlen stärker gebrochen, so dass die von einem in der Nähe befindlichen Punkte kommenden Strahlen gerade in der Netzhaut vereinigt werden.

Zur Untersuchung dieses Vorganges hat man die Reflexbilder benutzt, welche von den brechenden Flächen des Auges erzeugt werden. Diese Bilder, welche zuerst Purkinje und Sanson beschrieben haben, hat Cramer (in Holland) während der Accommodation beobachtet; sie sind später von Helmholtz zur genaueren Messung der Krümmungen der brechenden Flächen mit Hilfe des Ophthalmometers verwendet worden. Entwirft man im dunkeln Zimmer die drei Spiegelbilder einer Kerzenflamme in einem beobachteten Auge, so erhält man folgendes Bild. Man sieht auf dem dunkeln Hintergrunde der Pupille (Fig. 165) erstens ein sehr helles, aufrechtes, stark verkleinertes Spiegelbild der Flamme *1* von der vorderen Fläche der Hornhaut, zweitens ein schwächeres viel

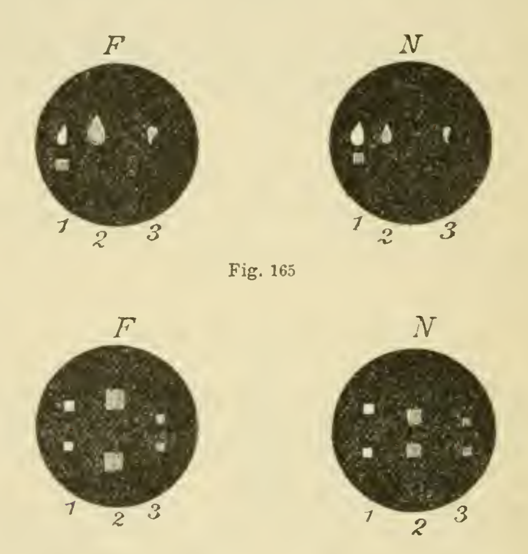


Fig. 165

und Fig. 166. Reflexbilder des Auges bei der Accommodation.

grösseres aufrechtes Spiegelbild *2* von der vorderen Fläche der Linse und drittens ein umgekehrtes stark verkleinertes Spiegelbild *3* von der hinteren Linsenfläche. Die beiden ersten sind aufrecht, da sie von Convexspiegeln herrühren, das letztere umgekehrt, da es durch einen Hohlspiegel entworfen wird. Die Figur *F* giebt das Verhalten der Spiegelbilder bei der Accommodation für die Ferne, die Figur *N* bei der für die Nähe wieder. Bei der Accommodation für die Nähe verkleinert sich das Spiegelbild der vorderen Linsenfläche. Das Spiegelbild der Cornea verändert sich gar nicht, das der hinteren Linsenfläche ändert sich nur in sehr geringem Maasse. Aus dieser Beobachtung geht hervor, dass die vordere Fläche der Hornhaut beim Accommodiren ihre Gestalt nicht ändert. Dagegen muss eine stärkere Krümmung der vorderen Linsenfläche stattfinden, weil das Spiegelbild eines Convexspiegels um so kleiner erscheint, je stärker seine Krümmung ist. Die hintere Linsenfläche erleidet nur eine sehr geringe Gestaltsveränderung.

Noch genauer lässt sich diese Gestaltsveränderung der vorderen Linsenfläche beobachten, wenn man die Reflexbilder zweier senkrecht über einander stehender heller Lichtpunkte betrachtet und ihre Abstände bei verschiedener Accommodation mit Hilfe des Ophthalmometers misst. Man sieht dann, dass die Bilder der vorderen Linsenfläche sich einander beträchtlich nähern, während die der Cornea ungeändert bleiben und die der hinteren Linsenfläche nur eine sehr geringe Annäherung zeigen. Helmholtz hat auf diese Weise gefunden, dass der Krümmungshalbmesser der vorderen Linsenfläche sich bei der ausgiebigsten Accommodation von der Ferne zur Nähe von 10 mm bis auf 6 mm verkleinert. Der Krümmungsradius der hinteren Linsenfläche verkleinert sich hierbei nur von 6 bis auf 5,5 mm. In Fig. 166 sieht man die Reflexbilder zweier hell leuchtender quadratischer Felder bei der Einstellung des Auges für die Ferne und Nähe.

Bei der Accommodation für die Nähe muss demnach die Linse an Dicke zunehmen. Hierdurch schiebt sich die vordere Linsenfläche nach vorn, während die hintere Linsenfläche an ihrem Orte bleibt, weil die Spannung des Glaskörpers der Verschiebung nach hinten Widerstand leistet. Dass die vordere Linsenfläche sich bei der Accommodation der Cornea nähert, erkennt man daran, dass die Iris dabei nach vorne geschoben wird. Zu diesem Zwecke beobachtet man das Auge einer Person im Profil, während die Accommodation zwischen Ferne und Nähe wechselt. Man sieht das in Folge der Lichtbrechung an der Corneafläche verzerrte Bild der Pupille als dunkeln und das der abgewendeten Irishälfte als helleren Streifen. Bei der Accommodation für die Nähe rückt das dunkle Bild der Pupille näher an die Cornea heran, und das hellere Bild der Iris wird schmäler. Noch deutlicher würde man die Verschiebung der Iris unter Anwendung des oben erwähnten Czermack'schen Orthoskops sehen.

Ausserdem beobachtet man, dass bei der Accommodation für die Nähe die Pupille sich verengert, bei der Accommodation für die Ferne sich erweitert. Es findet also bei der Accommodation für die Nähe eine Zusammenziehung des M. sphincter pupillae statt.

Mechanik der Accommodation. — Die Accommodation für die Nähe wird durch Muskelwirkung hervorgebracht. Der Muskel, welcher die Gestaltsveränderung der Linse beim Accommodiren herbeiführt, ist der von Brücke beschriebene Musculus ciliaris oder M. tensor chorioideae. Derselbe besteht aus glatten Fasern, welche von der inneren Wand des Schlemm'schen Canals an dem Hornhautrande entspringen und in radiärer Richtung in die Chorioidea hineinstrahlen (Fig. 167). Innen von diesen radiären Fasern liegen Züge von circulär gerichteten Muskelfasern. Da dieser Muskel nicht direct an die Linsenkapsel angreift, aber unzweifelhaft der Accommodationsmuskel ist, so muss er die Gestaltsveränderung der Linse auf indirectem Wege bewirken. Von Helmholtz ist daher folgende Theorie dieser Mechanik aufgestellt worden. Die Linse ist innerhalb der Linsenkapsel in radiärer Richtung durch den Zug der Zonula Zinnii gespannt, welche sich mit ihren radiären Falten an den Rand der Linsenkapsel ansetzt (Fig. 167). Die Zonula Zinnii entspringt an der Stelle der Chorioidea, wo die Fasern des M. ciliaris inseriren. Die Zusammenziehung dieses Muskels vermindert daher die Spannung der Zonula Zinnii und bewirkt, dass

die Linse ihrer Elasticität folgend sich verdickt und an ihrer vorderen Fläche stärker krümmt.

Fig. 167 stellt die Veränderung der Linse bei der Accommodation dar. In der rechten Hälfte der Figur ist die Gestalt der Linse und das Verhalten der Iris bei der Accommodation für die Nähe, in der linken Hälfte bei der für die Ferne wiedergegeben.

Nach der Theorie von Helmholtz muss die aus dem Auge entfernte Linse eine stärkere Krümmung zeigen als die im Auge befindliche. Dies bestätigt sich in der That durch die Messungen, welche am Auge des Lebenden und an den herausgenommenen Linsen der todten Augen gemacht worden sind.

Die Zusammenziehung der Pupille, welche bei der Accommodation für die Nähe eintritt, kann nicht die Ursache derselben sein, weil auch nach Verlust der Iris noch eine Accommodation bestehen bleibt. Man hat aber vielfach angenommen, dass die Zusammenziehung des M. sphincter pupillae die Wirkung des M. ciliaris unterstützen könne.

Als einen Beweis für die Thätigkeit des M. ciliaris bei der Ac-

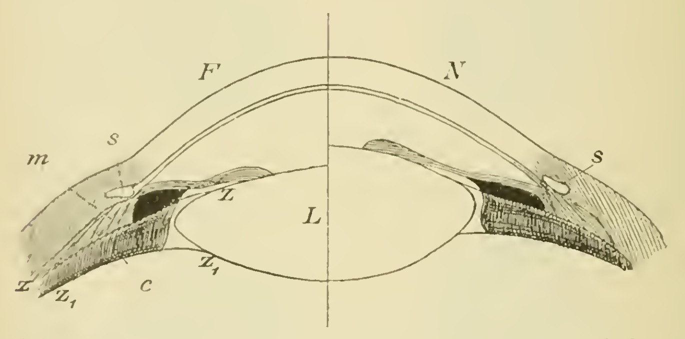


Fig. 167. Gestaltsveränderung der Linse bei der Accommodation nach Helmholtz: *F* Ferne, *N* Nähe, *s* Canalis Schlemmii, *m* Musc. ciliaris, *z z*, $z_1 z_1$ Zonula Zinnii, *c* Ciliarfortsatz, *L* Linse.

commodation hat man das von Czermak beobachtete „Accommodationsphosphen" betrachtet. Er beobachtete, dass ein leuchtender Kreis in der Peripherie des Gesichtsfeldes erscheint, wenn man im Dunkeln eine starke Accommodation ausführt, und erklärt dieses subjective Phänomen durch eine Zerrung der Retina in Folge der Anspannung durch den M. ciliaris.

Beide Muskeln, der M. ciliaris und der Sphincter pupillae, werden vom N. oculomotorius versorgt. Hensen und Völkers zeigten, dass die Reizung dieses Nerven bei Hunden nicht nur eine Verengerung der Pupille, sondern auch eine stärkere Wölbung der vorderen Linsenfläche herbeiführt.

Beim Sehen mit beiden Augen tritt mit dem Sehen in die Nähe auch immer eine Convergenz beider Augenaxen ein, da der fixirte Punkt auf die Stelle des deutlichsten Sehens eingestellt wird. In Folge dessen combinirt sich immer mit der Zusammenziehung des M. ciliaris und Sphincter pup. auch die Zusammenziehung des M. rectus internus. Es ist bemerkenswerth, dass alle drei Muskeln vom N. oculomotorius versorgt werden. Convergenz der Augenaxen hat immer Accommo-

dation für die Nähe und Zusammenziehung der Pupille unmittelbar zur Folge, was man als eine Art Mitbewegung oder besser associirte Bewegung auffassen kann (s. S. 542). Die stärkste Accommodation für die Nähe tritt daher beim Sehen mit beiden Augen ein, wenn die Augenaxen möglichst stark convergiren. Dagegen erschlafft der Accommodationsmuskel am vollständigsten, wenn die Augenaxen parallel gestellt werden. Eine gänzliche Erschlaffung des Accommodationsmuskels kann man durch Einträufelung von Atropin in das Auge herbeiführen, zugleich mit einer Erweiterung der Pupille. Dies erklärt sich aus der Lähmung der Oculomotoriusenden in dem M. ciliaris und Sphincter pup. (s. S. 541).

Die Accommodation des Auges für die Ferne ist als ein passiver Zustand anzusehen, bei welchem sich elastische Kräfte im Augapfel das Gleichgewicht halten. Die Accommodation für die Nähe ist hingegen ein aktiver Zustand, welcher Muskelthätigkeit erfordert. Beim Sehen in die Ferne ruht daher das Auge aus, das Nahesehen dagegen ist mit einer geringeren oder grösseren Anstrengung des Auges verknüpft.

Grenzen der Accommodation. — Das Auge kann innerhalb gewisser Grenzen auf verschiedene Entfernungen eingestellt werden. Der entfernteste Punkt, auf welchen eine Einstellung erfolgen kann, heisst der „Fernpunkt", der dem Auge nächste Punkt der „Nahepunkt".

Bei der Normalsichtigkeit oder Emmetropie ist der Fernpunkt unendlich weit entfernt. Punkte am Horizont oder am Himmel können scharf gesehen werden. Der Brennpunkt des emmetropischen Auges liegt daher in der Netzhaut, wenn dasselbe auf die Ferne eingestellt ist.

Der Nahepunkt des emmetropischen Auges liegt in einer Entfernung von 10—13 cm von demselben. Man findet ihn ungefähr, wenn man eine kleine Schrift dem Auge nähert und misst, in welcher Entfernung man bei der Annäherung die Buchstaben noch deutlich zu sehen vermag. Genauer wird der Nahepunkt des Auges mit Hilfe des Scheiner-schen Versuches bestimmt. Dicht vor dem Auge (Fig. 168) befindet

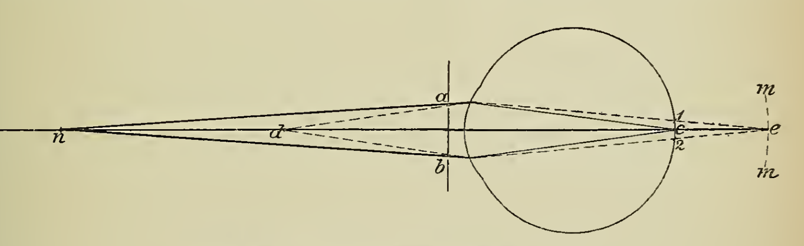


Fig. 168. Scheiner'scher Versuch.

sich ein Schirm mit zwei feinen Oeffnungen a und b, deren Abstand kleiner sein muss als der Durchmesser der Pupille. Wenn von dem Nahepunkt n, in welchem sich ein helles kleines Object, z. B. eine Nadel, befindet, zwei dünne Strahlenbündel $n\,a$ und $n\,b$ in das Auge fallen, so werden sie in der Netzhaut bei c zu einem Bilde vereinigt, sobald das Auge auf den Nahepunkt eingestellt ist. Rücken wir aber

die Nadel näher heran, z. B. nach *d*, so können die einfallenden Strahlenbündel *d a* und *d b* selbst bei angestrengtester Accommodation nicht mehr in der Netzhaut vereinigt werden, schneiden sich vielmehr erst hinter der Netzhaut in *e* und erzeugen auf der Netzhaut die Doppelbilder *1* und *2*. Man findet daher den Nahepunkt, indem man bei schärfster Accommodation die Entfernung misst, bei welcher das Object einfach gesehen wird. Entfernt man dasselbe über den Nahepunkt hinaus, so erscheinen ebenfalls während scharfer Accommodation für die Nähe Doppelbilder.

Die Accommodationsweite eines emmetropischen Auges reicht vom Nahepunkt bis zu unendlicher Entfernung.

Anomalien der Refraktion. — Sehr häufig weicht das Auge von dem normalen Zustande in seiner Refraktion ab. Die so entstehenden Anomalien der Refraktion sind:

1. Die Myopie oder Kurzsichtigkeit.

Bei dem myopischen Auge liegt der Brennpunkt vor der Netzhaut. Dies hat seinen Grund in den meisten Fällen darin, dass die Augenaxe zu lang ist. Fig. 169, welche das myopische Auge mit verlängerter Augenaxe darstellt, zeigt, dass die mit der Axe parallelen Strahlen *a b* und *c d* in einem vor der Netzhaut liegenden Brennpunkte *f*

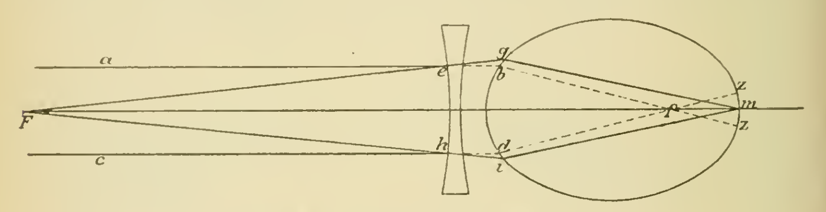


Fig. 169. Kurzsichtiges Auge, Myopie.

vereinigt werden und daher auf der Netzhaut den Zerstreuungskreis *z z* bilden. Objecte in mehr oder weniger weitem Abstande können daher von dem myopischen Auge nicht deutlich gesehen werden. Der Fernpunkt desselben liegt in einer endlichen Entfernung und rückt um so näher heran, je weiter der Brennpunkt von der Netzhaut abliegt. Es giebt hiernach verschiedene Grade der Myopie.

Um die Myopie zu corrigiren, wird eine Brille mit Concavlinsen angewendet, welche die parallel einfallenden Strahlen so stark divergirend macht, dass sie auf der Netzhaut vereinigt werden können. Die mit der Axe parallelen Strahlen *a b* und *c d* (Fig. 169) mögen durch die vorgesetzte Concavlinse so stark in divergirender Richtung *e g* und *h i* abgelenkt werden, dass sie durch das Auge in der Netzhaut bei *m* vereinigt werden. Verlängert man nun die divergirenden Strahlen *i g* und *h i* rückwärts, so schneiden sie sich im Punkte *F*, welcher alsdann der Fernpunkt des myopischen Auges ist. Strahlen, welche vom Punkte *F* in das unbewaffnete myopische Auge einfallen, können bei erschlaffter Accommodation eben noch auf der Netzhaut vereinigt werden. Die Entfernung von *F* ist zugleich auch die negative Brennweite der angewendeten Concavlinse. Je stärker der Grad der Myopie ist, um so kleiner muss die negative Brennweite des zur Correction nöthigen Concavglases sein.

Der Nahepunkt des myopischen Auges liegt dem Auge näher als der des emmetropischen, da bei gleicher Kraft der Accommodation das erstere noch Strahlen auf der Netzhaut vereinigen kann, welche beim letzteren sich hinter der Netzhaut schneiden. Während das emmetropische Auge (Fig. 168) nicht mehr im Stande ist, den Punkt *d* einfach zu sehen, würde ein myopisches Auge, dessen Netzhaut sich in der Lage *m m* befände, die Strahlen im Punkte *e* auf derselben vereinigen. Es erklärt sich die bekannte Erfahrung, dass der Kurzsichtige im Stande ist, Objecte schärfer und deutlicher zu sehen als der Normalsichtige, wenn er dieselben sehr nahe an das Auge heranbringt, daraus, dass er auf geringere Entfernungen accommodiren kann und in Folge dessen ein grösseres Bild auf seiner Netzhaut hat als der Normalsichtige.

2. Die Hypermetropie oder Weitsichtigkeit.

Bei dem hypermetropischen Auge liegt der Brennpunkt hinter der Netzhaut. Die Ursache dieser Abweichung besteht meistens darin, dass die Augenaxe zu kurz ist. In Fig. 170 ist das hypermetropische Auge dargestellt. Die mit der Axe parallelen Strahlen *a b* und *c d* vereinigen sich hinter der Netzhaut im Brennpunkte *f*, so dass

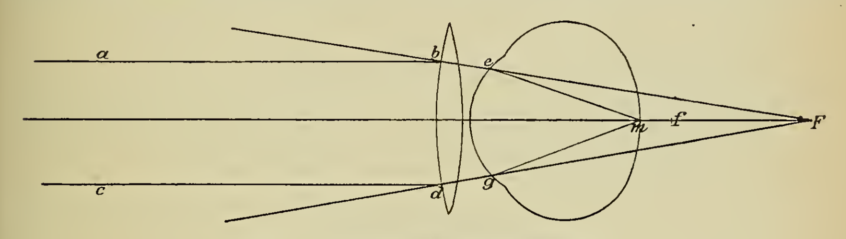


Fig. 170. Weitsichtigkeit, Hypermetropie.

auf der Netzhaut der Zerstreuungskreis entsteht, wenn die Accommodation vollkommen erschlafft ist. Im Ruhezustande kann daher das hypermetropische Auge in keiner Entfernung deutlich sehen, da Strahlen, welche aus einem Punkte in endlicher Entfernung kommen, sich hinter dem Brennpunkte treffen. Es bedarf vielmehr beim Sehen immer einer Accommodationsanstrengung.

Um diesen Fehler zu corrigiren, setzt man eine Brille mit Convexgläsern vor das Auge, welche die einfallenden Strahlen convergent macht. Das hypermetropische Auge kann im Ruhezustande nur convergente Strahlen vereinigen. Die vorgesetzte Convexlinse muss also die der Axe parallelen Strahlen *a b* und *c d* so stark convergent machen, dass sie im Punkte *m* der Netzhaut vereinigt werden können. Je weiter der Brennpunkt des Auges hinter der Netzhaut liegt, desto geringer muss die Brennweite des corrigirenden Convexglases sein. Verlängert man die durch die Linse gebrochenen Strahlen *b e* und *d g*, so schneiden sie sich im Punkte *F* hinter dem Auge. Dieser Punkt ist demnach der Fernpunkt des hypermetropischen Auges, und zugleich der Brennpunkt der corrigirenden Linse. Die Fernpunktsweite des Auges ist daher gleich der positiven Brennweite des Convexglases. Der Nahepunkt rückt in weitere Entfernung. Die Accommodationsweite eines solchen Auges ist also auch kleiner als die des emmetropischen.

3. Die Presbyopie.

Mit zunehmendem Alter rückt der Nahepunkt des Auges weiter vom Auge ab, während der Fernpunkt an derselben Stelle bleibt. Ein emmetropisches Auge bedarf daher in höherem Alter beim Sehen in der Nähe, wie beim Lesen, Schreiben u. s. w. einer passenden Convexbrille. Beim mässig myopischen Auge macht sich diese Aenderung weniger bemerkbar. Dieselbe erklärt sich daraus, dass mit zunehmendem Alter die elastische Kraft der Linse abnimmt und ihre Vorderfläche sich beim Accommodiren nicht stark genug krümmt.

Messung der Refraction. — Um den Fernpunkt eines Auges zu bestimmen, bedient man sich der Optometer. Dieselben beruhen auf dem Princip des Scheiner'schen Versuches. Ist das Auge im Ruhezustande, d. h. auf seinen Fernpunkt eingestellt, so wird die Nadel einfach erscheinen, wenn sie sich gerade im Fernpunkt befindet, bei der Annäherung und Entfernung aber doppelte Bilder geben. Beim emmetropischen Auge liegt dieser Punkt unendlich weit ab, und auch beim myopischen Auge so weit entfernt, dass die Doppelbilder nicht mehr wahrgenommen werden. Bei dem Stampfer'schen Optometer (Fig. 171) wird daher eine Convexlinse L von mässiger Brennweite hinter die

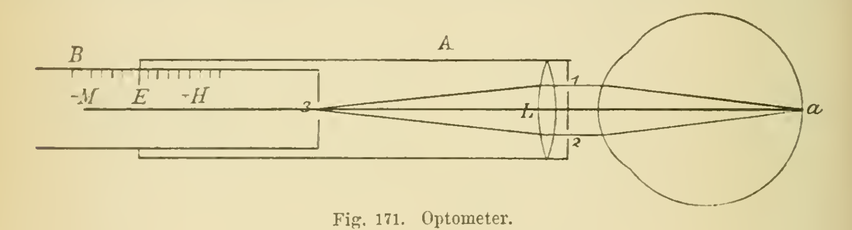


Fig. 171. Optometer.

Oeffnungen des Schirmes gesetzt. Diese Oeffnungen *1* und *2* befinden sich an dem Ocular des äusseren Tubus A. In diesem bewegt sich ein innerer Tubus B, an dessen innerem Ende die Oeffnung *3* angebracht ist, welche als Object dient. Wird die Oeffnung *3* in den Brennpunkt der Linse eingestellt, so treten die Strahlen durch die Oeffnungen *1* und *2* parallel in das beobachtende Auge ein und erzeugen ein einfaches Bild der Oeffnung *3* in a, wenn das Auge ein emmetropisches ist. Wird der innere Tubus aber ein- oder ausgeschoben, so verdoppelt sich bei der Accommodation für die Ferne das gesehene Bild. Für ein myopisches Auge muss der innere Tubus mit der Oeffnung *3* weiter eingeschoben werden. Liegt diese Oeffnung innerhalb der Brennweite der Linse, so treten die Strahlen divergent aus der Linse in das Auge ein; dieselben werden auf der Netzhaut vereinigt werden können, wenn sie sich rückwärts verlängert in dem Fernpunkt des Auges schneiden. Für ein hypermetropisches Auge hingegen muss man durch Ausschieben des inneren Tubus die Oeffnung *3* über die Brennweite der Linse L hinaus entfernen, bis die durch die Oeffnungen *1* und *2* einfallenden Strahlen so stark convergent werden, dass sie von dem Auge auf der Netzhaut vereinigt werden können. Auf dem inneren Tubus ist eine Scala angebracht, an welcher man die Nummern der Linsen, welche den Zustand corrigiren, in positiven und negativen Brennweiten ablesen kann.

Es war früher üblich, die Brennweiten der Linsen in Zollen anzugeben; jetzt ist man übereingekommen, dieselben im Metermaass auszudrücken. Die brechende Kraft einer Linse wird durch den reciproken Werth ihrer Brennweite $\frac{1}{f}$ ausgedrückt. Als Einheit der brechenden Kraft nimmt man eine Linse von $+$ 1 m Brennweite an und nennt diese Einheit eine „Dioptrie". Eine Linse von 100 mm Brennweite hat also z. B. $\frac{1000}{100} = 10$ Dioptrien.

Man kann hiernach die „Accommodationskraft" eines Auges oder, wie sie Donders genannt hat, die „Accommodationsbreite" in Dioptrien ausdrücken. Dieselbe ist gleich der brechenden Kraft einer Convexlinse, welche Strahlen, die aus der Entfernung des Nahepunktes kommen, so stark bricht, dass sie rückwärts verlängert sich in dem Fernpunkt schneiden. Bei einem emmetropischen Auge würde diese Linse eine Brennweite haben, welche gleich der Entfernung des Nahepunktes vom Auge ist, also bei einer Nahepunktsweite von 100 mm gerade 10 Dioptrien besitzen. Bei einem myopischen und hypermetropischen Auge kann die Accommodationsbreite dieselbe Grösse besitzen, da bei ersterem der Nahepunkt an das Auge heranrückt, bei

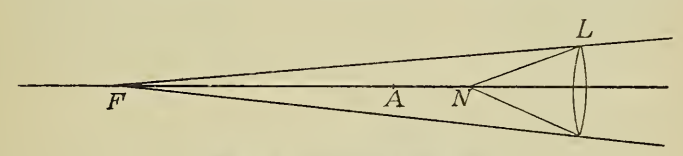


Fig. 172. Accommodationslinse.

letzterem die Fernpunktsweite negativ*) ist. Die Accommodationsbreite lässt sich aus der Entfernung des Nahepunktes und Fernpunktes folgendermaassen bestimmen. Es sei Fig. 172 L die Accommodationslinse, N der Nahepunkt, F der Fernpunkt für ein myopisches Auge. Die von N kommenden Strahlen werden so gebrochen, als ob sie von F kämen. Der Brennpunkt der Linse liege in A. Die Entfernungen dieser Punkte seien mit F, N und A bezeichnet, so gilt die Formel**): $\frac{1}{A} = \frac{1}{N} - \frac{1}{F}$. Die Grösse $\frac{1}{A}$ drückt den Werth der Accommodationsbreite aus.

In der Praxis bedient man sich zur Untersuchung der Refraktion des Auges am besten der von Snellen oder Jäger angegebenen Schriftproben, welche in gewisser Entfernung von dem zu untersuchenden Auge betrachtet werden, indem man dasjenige Concav- oder Convexglas aussucht, bei welchem die Buchstaben deutlich erkannt werden. Um die Accommodation vollkommen auszuschliessen, lähmt man dieselbe durch Atropin.

Unvollkommenheiten des dioptrischen Apparates. — 1. Astigmatismus. Zu den Unvollkommenheiten in der Strahlen-

*) D. h. der Fernpunkt liegt hinter dem Auge (s. Fig. 170, S. 593).
**) F ist das virtuelle Bild von N (s. Physik, Lupe).

brechung des Auges gehört der Astigmatismus. Derselbe besteht darin, dass die brechenden Flächen des Auges, besonders die vordere Fläche der Cornea, nicht in allen Meridianen gleiche Krümmung besitzen (Donders). In den meisten Fällen ist die Cornealfläche im senkrechten Meridian stärker gekrümmt als im horizontalen. Die Folge davon ist, dass einfallende Strahlen, welche im senkrechten Meridian liegen, einen näheren Vereinigungspunkt haben, als Strahlen, welche im horizontalen Meridiane liegen. Es sei in Fig. 173 A *v v* der stärker gekrümmte verticale, in Fig. 173 B *h h* der schwächer gekrümmte horizontale Meridian der Hornhaut, so werden die Strahlen *a v* in *b*, die Strahlen *a h* in *c* vereinigt. Ist nun das Auge so eingestellt, dass der Punkt *b* in der Netzhaut *N* liegt, so bilden die Strahlen des horizontalen Meridians daselbst eine horizontale Zerstreuungslinie; ist das Auge

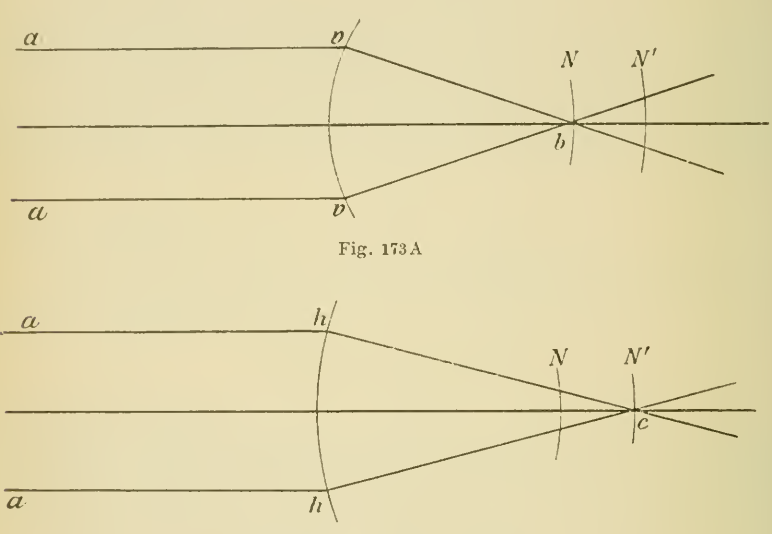


Fig. 173 A

und Fig. 173 B. Astigmatismus.

aber so eingestellt, dass der Punkt *c* in der Netzhaut *N* liegt, so erzeugen die Strahlen des verticalen Meridians daselbst eine verticale Zerstreuungslinie. Es bildet sich durch die Wirkung aller Meridiane ein Brennraum, welcher von den zwei auf einander senkrecht stehenden Linien begrenzt ist und in der Mitte einen kreisförmigen Querschnitt hat (Conoid). Das Auge kann daher nicht für alle Meridiane zugleich scharf eingestellt sein. Dieser Fehler macht sich unter physiologischen Verhältnissen beim gewöhnlichen Sehen wenig bemerklich, lässt sich aber durch folgenden Versuch nachweisen. Betrachtet man in der Entfernung des deutlichen Sehens die Schaar senkrechter und horizontaler schwarzer Linien auf weissem Grunde (Fig. 174), so werden dieselben nicht gleichmässig scharf erscheinen. Vertauscht man ihre Lage, so wechselt auch ihre Deutlichkeit. Die senkrechten Streifen erscheinen am schärfsten begrenzt, wenn die senkrechten Zerstreuungslinien gerade in die Netzhaut fallen, wogegen sich die Grenzen der horizontalen Streifen durch senkrechte Zerstreuungslinien verwischen. Ist das

Auge dagegen auf die horizontalen Zerstreuungslinien eingestellt, so werden die horizontalen Streifen scharf, die senkrechten unscharf erscheinen. Eine ähnliche Beobachtung lässt sich bei der Betrachtung der concentrischen Ringe (Fig. 175) anstellen. Betrachtet man sie in der Entfernung des deutlichen Sehens, so bemerkt man, dass immer nur ein schmaler Sector deutlich gesehen wird, welcher bei wechselnder Accommodation zeigerartig hin- und herspringt. Ist der Astigmatismus stark ausgeprägt, so entstehen dadurch Verzerrungen der Netzhautbilder. Dieser Fehler lässt sich durch Cylindergläser beseitigen, welche eine zu starke oder zu schwache Krümmung der Hornhaut in einem bestimmten Meridian corrigiren. Ist das astigmatische Auge zugleich myopisch, so wählt man zur Correction ein Concavglas aus, dessen Krümmung mit dem am stärksten gekrümmten Hornhautmeridian zusammenfällt; ist das Auge dagegen hypermetropisch, so wählt man

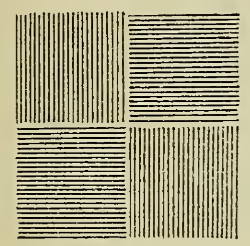


Fig. 174.

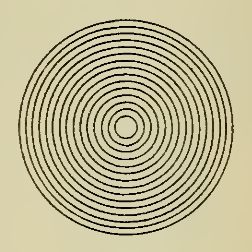


Fig. 175.

ein Convexglas, dessen Krümmung mit dem Hornhautmeridian schwächster Krümmung zusammenfallen muss. Daher verwendet man zu diesem Zwecke am besten cylindrisch geschliffene Convex- und Concavlinsen.

2. Sphärische Aberration. Ein anderer Fehler optischer Systeme, die „sphärische Aberration“, entsteht dadurch, dass bei sphärischen brechenden Flächen der Brennpunkt der Randstrahlen näher liegt als der Brennpunkt der der Axe näher liegenden Strahlen. Dieser Fehler wird durch Anwendung von Blenden möglichst beseitigt. Auch beim Auge tritt derselbe nicht merklich hervor, da die Iris die Rolle einer solchen Blende versieht, indem sie die Randstrahlen abblendet, so dass nur die der Axe nahen Strahlen durch die Pupille hindurchtreten.

3. Chromasie. Auch die „Chromasie“ des Auges gehört zu den Ungenauigkeiten desselben, macht sich aber beim gewöhnlichen Sehen nicht bemerklich. Bekanntlich entsteht die Chromasie der Linsen dadurch, dass bei der Brechung eine Zerlegung des weissen Lichtes in Farben stattfindet. Da die Stärke der Brechung in der Reihe der Spektralfarben vom Roth bis zum Violett zunimmt, so ist die Brennweite der violetten Strahlen am kleinsten, die der rothen am grössten. In Folge dessen entstehen die farbigen Säume der Linsenbilder an der Grenze zwischen hellen und dunkeln Flächen. Um diesen Fehler zu beseitigen, bedient man sich der achromatischen Systeme aus Linsen von Crown- und Flintglas, durch welche die Farbenzerstreuung aufgehoben wird. Die brechenden Medien des Auges bilden aber kein achromatisches System. Die Chromasie des Auges kommt

bei folgendem Versuch zum Vorschein. Man betrachte in der Entfernung des deutlichen Sehens die Fig. 178, welche aus zwei kreuzweise gestellten schwarzen und weissen Feldern besteht, so wird man beim gewöhnlichen Sehen keine farbigen Säume an der Grenze der Felder wahrnehmen. Nun schiebe man dicht vor das Auge ein Kartenblatt als Schirm so vor, dass es etwa die halbe Pupille bedeckt, und zwar so, dass der Rand des Schirmes den Grenzen der Felder parallel steht, so werden die Grenzen farbige Säume zeigen, der eine einen gelblich rothen, der andere einen bläulich violetten, je nachdem wir den Schirm von der einen oder anderen Seite vorschieben. Die Fig. 176 giebt die Erklärung dieser Erscheinung. Es sei *a* ein betrachteter Punkt an der Grenze des schwarzen und weissen Feldes, *h h* die Hauptebene des Auges, so mögen sich die violetten Strahlen von *a b* und *a c* in *v*, die rothen in *r* auf der optischen Axe vereinigen. Zwischen *v* und *r* entsteht ein kleiner Zerstreuungskreis *z z*, in welchem sich alle Farben wieder zu Weiss mischen. Das Auge stellt sich nun so ein, dass dieser sehr kleine Zerstreuungskreis sich auf der Netzhaut

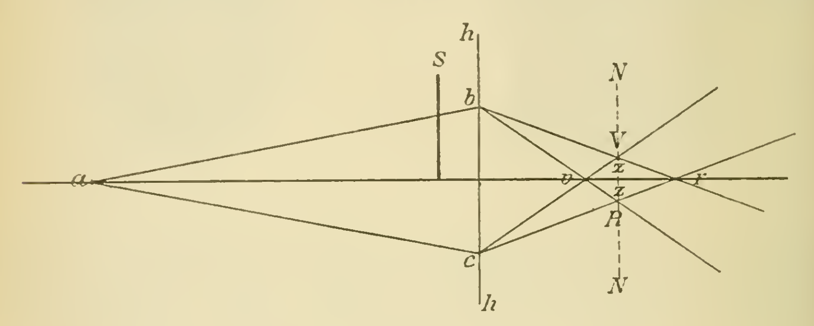


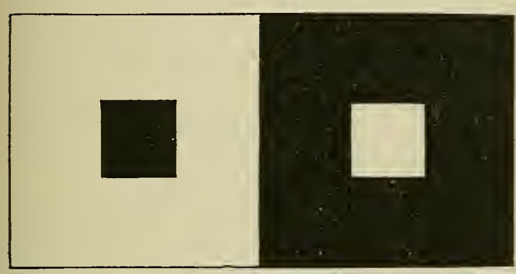
Fig. 176. Chromasie des Auges.

N N abbildet, so dass der Punkt *a* weiss erscheint. Wenn nun aber der Schirm *s* die halbe Pupille bedeckt, so ist die eine Hälfte des Strahlenkegels abgeschnitten. Auf der Seite des Schirms gelangen die rothen Strahlen *b z r* nicht mehr zu dem Rande des Zerstreuungskreises *z z*, wohl aber aus der ungedeckten Hälfte des Strahlenkegels die violetten Strahlen *c v z*, so dass sich der Saum *V* violett färbt, während der Saum *R* sich roth färbt, weil zu ihm die Strahlen *c z r*, aber nicht die Strahlen *b v z* gelangen. Befindet sich der Punkt innerhalb einer weissen Fläche, so decken sich die Zerstreuungskreise *z z* aller benachbarten Punkte, so dass wieder weisses Licht entsteht; an der Grenze zwischen Schwarz und Weiss aber kommen die Farben zum Vorschein.

Die Entfernung der Brennpunkte der violetten und rothen Strahlen von einander und die Grösse der dazwischen liegenden Zerstreuungskreise ist für das Auge so gering, dass beim gewöhnlichen Sehen farbige Säume nicht bemerkt werden. Die Chromasie kann man aber auch daran erkennen, dass man auf einen rothen und blauen Streifen auf schwarzem Grunde nicht gleichzeitig scharf accommodiren kann. Wenn man ferner roth und blau gemischtes Licht durch die feine Oeffnung eines Schirmes fallen lässt und die Oeffnung im dunkeln

Zimmer betrachtet, so erscheint sie je nach der Accommodation roth mit einem blauen Hofe oder blau mit einem rothen Hofe umgeben (Helmholtz).

Optische Irradiation. — Wenn das Auge auf das betrachtete Gesichtsfeld ungenügend accommodirt ist, so entstehen Zerstreuungskreise, welche sich an den Grenzen heller und dunkler Flächen besonders bemerklich machen und die Umrisse der Gegenstände undeutlich erscheinen lassen. Darauf sind eine Anzahl von Erscheinungen zurückzuführen, die man mit dem Namen „Irradiation“ bezeichnet hat. In Folge dieser Irradiation erscheinen helle Flächen grösser als gleich grosse dunkle; z. B. erscheint in Fig. 177 das weisse Quadrat auf dunklem Grunde grösser als das schwarze Quadrat auf weissem Grunde, weil die Zerstreuungskreise an der Grenze von Schwarz und Weiss,



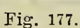


Fig. 177.

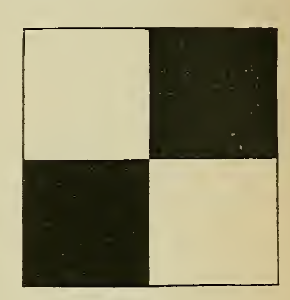


Fig. 178.

welche heller sind als das unvermischte Schwarz, die Grenze des Weiss nach dem Schwarz hin verschieben. Auch bei der Betrachtung der Fig. 178 in grösserer Entfernung macht sich schon für mässig kurzsichtige Augen die Irradiation stark bemerklich. In dem Mittelpunkte scheinen die weissen Felder durch einen hellen Streifen verbunden zu sein. Diese Irradiationen fallen bei genauer Correction des Auges durch passende Gläser fast ganz fort. Hieraus geht hervor, dass es sich dabei nur um eine optische Irradiation handelt, nicht um eine Irradiation der Lichterregungen in der Netzhaut (H. Welcker). Doch kann die Correction oder Accommodation nie eine so absolut genaue sein, dass keine Spur von Irradiation mehr stattfinde. Ob ausser dieser optischen Irradiation noch eine solche in der Netzhaut oder dem Sehnervenapparate stattfinde, wird weiter unten zu erörtern sein.

b) Regulirung der einfallenden Lichtmenge.

Die Iris. — Da die Menge des in das Auge einfallenden Lichtes innerhalb weiter Grenzen schwanken kann, so besteht eine Regulirung derselben, welche durch die veränderliche Grösse der Pupille bewerkstelligt wird. Die Mechanik dieses Vorganges besteht darin, dass die Erregung der Netzhaut durch das Licht eine reflectorische Zusammenziehung des Sphincter pupillae hervorruft, indem die Erregung des N. opticus auf die Pupillenfasern des N. oculomotorius durch das Gehirncentrum übertragen wird (s. S. 539). Je stärker das einfallende Licht ist, um so enger, je schwächer es ist, um so weiter ist

daher die Oeffnung der Pupille. Diese sehr zweckmässige Regulirung schützt einerseits das Auge vor zu starken Einwirkungen hellen Lichtes, andererseits erhöht die Erweiterung der Pupille in der Dunkelheit das Sehvermögen. Man beobachtet die Verengerung der Pupille durch Licht am besten, wenn man das Auge einer Person mit der Hand bedeckt und von einem hellen Fenster oder einer Flamme durch Fortnahme der Hand plötzlich Licht einfallen lässt. Die Verengerung der Pupille tritt auch an dem unbeleuchteten Auge ein, wenn Licht in das andere Auge einfällt (consensuelle Verengerung der Pupille). Man kann dies in folgender Weise an sich selbst beobachten. Bringt man ein undurchsichtiges Kartenblatt mit einer feinen Oeffnung vor das Auge etwa in der Entfernung des vorderen Brennpunktes (10—15 mm) und blickt nach dem hellen Himmel, so sieht man einen hellen Kreis, dessen Grösse etwa der der Pupille gleich ist, da die Strahlen parallel auf die Netzhaut fallen. Bedeckt man das andere Auge mit der Hand, so wird dieser Kreis grösser, lässt man Licht einfallen, so wird er kleiner.

Dass die Iris die Aufgabe hat, als Blende die Randstrahlen abzuhalten, ist schon oben bemerkt. In der Dunkelheit werden bei weiter Pupille die Randstrahlen nicht in dem Maasse störend wirken als bei grösserer Helligkeit.

Absorption und Reflexion. — In allen optischen Instrumenten schwärzt man die Innenwände, damit nicht durch Reflexionen zerstreutes Licht entsteht. Es würden auch die Bilder auf dem Augenhintergrunde sehr undeutlich zur Wahrnehmung kommen, wenn die Lichtstrahlen, nachdem sie die Netzhaut passirt haben, in erheblichem Maasse wieder reflectirt würden. Diese Störung wird im Auge dadurch vermieden, dass die Chorioidea und Iris reichlich mit schwarzem Pigment ausgestattet sind. Auch verhindert dieses Pigment das Eindringen von Licht durch die Sclerotica. Bei den Albinos oder Kakerlaken, welche kein Pigment in den Augenhäuten haben, ist daher das Sehen bei hellem Lichte durch Blendung sehr beeinträchtigt. Bei vielen Säugethieren, namentlich den Raubthieren, findet sich auf der Chorioidea eine glänzende lichtreflectirende Schicht, das Tapetum. Es ist möglich, dass dasselbe diesen Thieren beim Sehen in der Nacht dadurch Nutzen gewährt, dass es die Lichtstrahlen nochmals auf die Netzhaut zurückwirft, ohne dass es bei der geringen Lichtstärke viel zerstreutes Licht erzeugt.

Die Pupille eines Auges erscheint dunkel, und zwar erstens desshalb, weil überhaupt nur sehr wenig Licht von dem Augenhintergrunde reflectirt wird, und zweitens, weil von dieser geringen Lichtmenge unter gewöhnlichen Umständen Nichts in das beobachtende Auge einfallen kann. Auch wenn wir im dunkeln Zimmer ein Auge einer Person mit einer Lichtflamme beleuchten und unser Auge durch einen Schirm vor Blendung durch das Licht schützen, bleibt für gewöhnlich die Pupille dunkel. Dies erklärt sich daraus, dass, nach einem bekannten optischen Satze, der Gang der Lichtstrahlen bei einem jeden optischen System zwischen Objectpunkt und Bildpunkt derselbe bleibt, wenn man Object- und Bildpunkt vertauscht. Wenn daher die von der Lichtflamme aus einfallenden Strahlen auf der Netzhaut zu einem Bilde vereinigt sind, so gehen die reflectirten Strahlen von diesem Bilde auf demselben Wege

durch die Pupille nach Aussen und vereinigen sich wieder in der Lichtflamme. Von diesen reflectirten Strahlen kann aber der Beobachter Nichts wahrnehmen, da sein Auge hinter dem Lichte geblendet wird. Brücke hat beobachtet, dass man ein schwaches Augenleuchten sehen kann, wenn der Beobachter sich dicht neben das beleuchtende Licht stellt, sein Auge durch einen Schirm davor schützt und das beobachtete, in etwas grösserer Entfernung befindliche Auge entweder ein sehr stark myopisches ist, oder auf seinen Nahepunkt accommodirt. Es entsteht dann ein undeutliches Bild der Lichtflamme auf der Netzhaut des beobachteten Auges; die von diesem ausgehenden Strahlen vereinigen sich dann nicht in der Lichtflamme, sondern in einem näheren Punkte, auf welchen das Auge accommodirt ist, und von diesem geht ein divergirender Strahlenkegel aus, von welchem ein Theil in das Auge des Beobachters gelangt.

Eine noch bessere Methode, das Augenleuchten hervorzubringen, ist von Helmholtz angewendet worden. Dieselbe hat zur Erfindung des Augenspiegels geführt. Es wird (Fig. 179) vor das beobachtete Auge C, unter etwa 45^0 gegen die Augenaxe eine planparallele Glasplatte S gebracht; eine seitwärts befindliche Lichtflamme A wirft Strahlen auf dieselbe, welche zum Theil in das beobachtete Auge reflectirt werden. Die von diesem reflectirten Strahlen gelangen nun zum Theil durch die Glasplatte in das Auge des Beobachters B, welcher die Pupille hellroth erleuchtet sieht. Das Netzhautbild der Lichtflamme sendet Strahlen aus, welche sich in a zu einem reellen Bilde vereinigen würden.

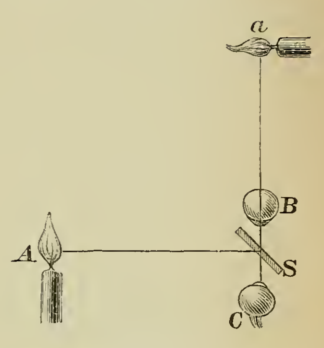


Fig. 179. Augenleuchten nach Helmholtz.

Der Augenspiegel. — Die Construction des von Helmholtz erfundenen Augenspiegels ist folgende (Fig. 180). Vor das beobachtete

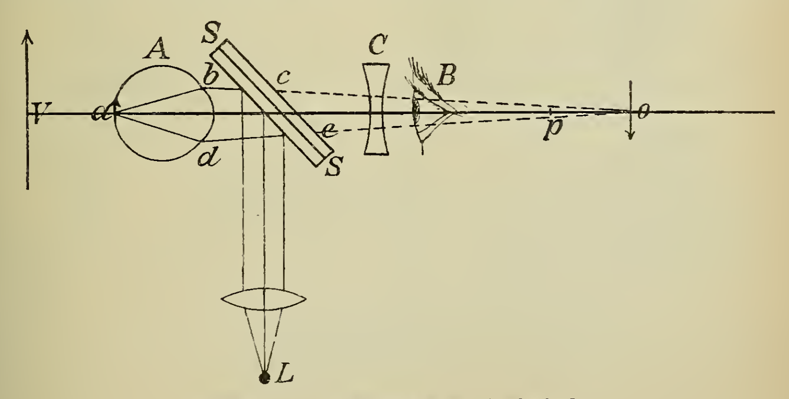


Fig. 180. Der Augenspiegel von Helmholtz.

Auge A wird schräg zur Augenaxe ein Satz Glasplatten SS gebracht, welcher die Strahlen der Lichtflamme L, nachdem sie durch eine Convexlinse gesammelt sind, in das Auge reflectirt. Die beleuchtete Netz-

hautstelle a sendet Strahlen nach Aussen, welche durch die Glasplatten zum Theil hindurchtreten und in das Auge des Beobachters B gelangen. Dieser kann aber ein deutliches Bild der Netzhautstelle nicht wahrnehmen, weil die austretenden Strahlen bc und de sich erst in einem entfernten Punkte schneiden, auf welchen das beobachtete Auge eingestellt ist. Ist das beobachtete Auge z. B. emmetropisch und auf die Ferne accommodirt, so würden die von einem Netzhautpunkte kommenden Strahlen parallel austreten. Um nun ein Bild der Netzhaut zu erkennen, muss eine passende Concavlinse C vor das Auge des Beobachters eingeschoben werden. Alsdann sieht derselbe ein virtuelles aufrechtes und vergrössertes Bild V' der beleuchteten Netzhautstelle. Die optische Wirkung der brechenden Medien des beobachteten Auges und der Concavlinse, durch welche der Beobachter hindurch die beleuchtete Netzhautstelle betrachtet, kann mit der eines Galiläi'schen Fernrohrs oder eines Perspectivs, welche eine Convexlinse als Objectiv und eine Concavlinse als Ocular besitzen, verglichen werden. In diesem Falle bilden die Medien des beobachteten Auges das Objectiv des Systems. Je nach dem Refractionszustande des beobachteten Auges müssen stärkere oder schwächere Concavlinsen gewählt werden. Nehmen wir an, dass das beobachtete Auge ein kurzsichtiges sei, so dass die austretenden Strahlen bc und de verlängert sich im Punkte o schneiden, welcher bei erschlaffter Accommodation zugleich der Fernpunkt dieses Auges sein würde, so würde in o ein umgekehrtes reelles Bild der beleuchteten Netzhautstelle sich befinden. Nach der Construction des Galiläi'schen Fernrohrs muss nun die negative Brennweite der Concavlinse kleiner sein als der Abstand des reellen Bildes. Die Brennweite Cp der Linse C muss also auch kleiner sein als die Entfernung Co, damit ein virtuelles Bild gesehen werde. Je kurzsichtiger das Auge A ist, desto stärker muss die Linse C sein.

Eine zweite Methode, den Augenspiegel zu construiren, beruht darauf, das von den Medien des beobachteten Auges entworfene reelle

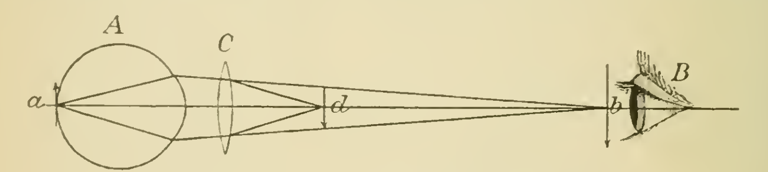


Fig. 181. Entwerfung eines reellen Bildes der Netzhaut.

Bild zu betrachten. Da dasselbe aber meist in grösserer Entfernung vom beobachteten Auge entsteht, so würde der Beobachter sich zu weit von demselben entfernen müssen und nur ein sehr kleines Gesichtsfeld sehen. Aus dem Auge A (Fig. 181) mögen die von der beleuchteten Stelle a ausgehenden Strahlen in b zu einem umgekehrten reellen Bild b vereinigt werden. Um dieses Bild zu betrachten, wird vor das Auge A eine Convexlinse C gesetzt, so dass sich die austretenden Strahlen schon im Punkt d schneiden und hier das reelle umgekehrte Bild erzeugen. Dieses betrachtet nun der Beobachter B in der Entfernung des deutlichen Sehens.

Statt der reflectirenden Glasplatten sind ferner in der Mitte durch-

bohrte Hohl- und Planspiegel angewendet worden, welche helleres Licht geben als jene. Die Construction des Ruete'schen Augenspiegels, Fig. 182A,

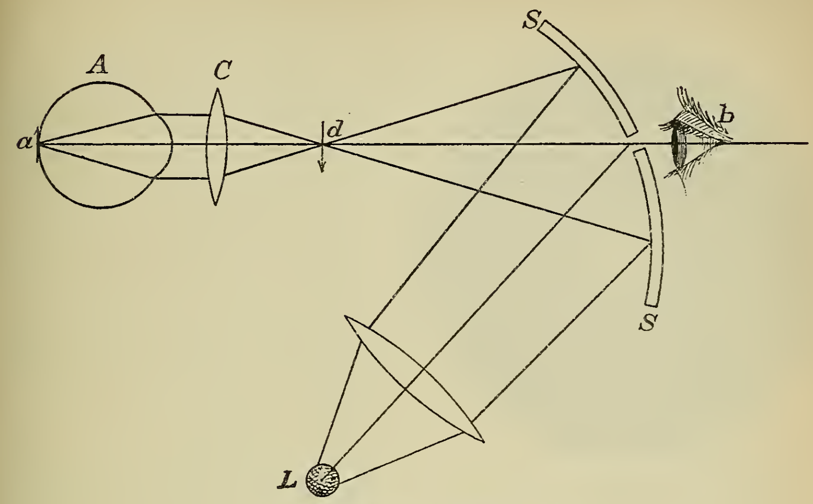


Fig. 182 A. Augenspiegel nach Ruete.

ist hiernach folgende: Die beleuchtete Netzhautstelle *a* des Auges *A* sendet Strahlen nach Aussen, welche von der Convexlinse *C* zu einem

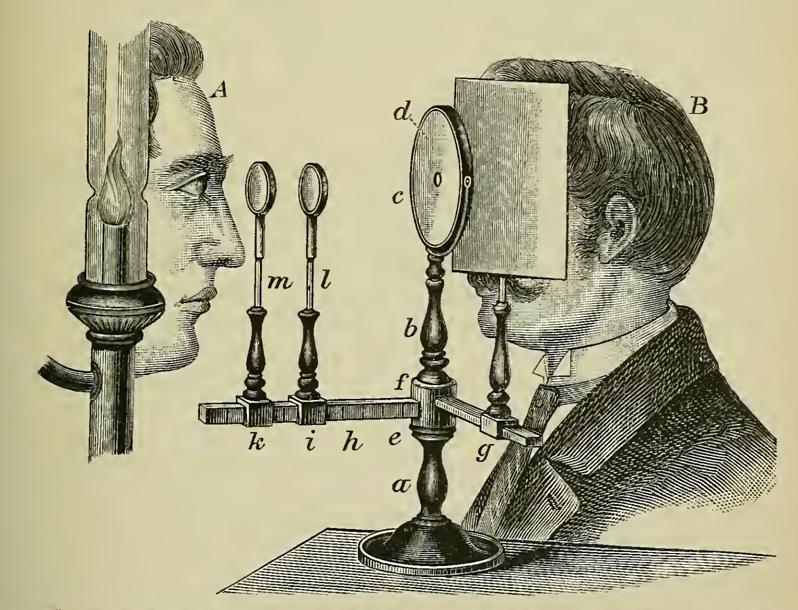


Fig. 182 B. *A* beobachtetes Auge, *B* Beobachter; *d* Hohlspiegel, *m*, *l* Linsen, *g*, *h* Arme am Gestell *a* zum Einstellen der Linsen und des Schirmes.

reellen umgekehrten Bilde in *d* vereinigt werden. Dieses betrachtet das Auge des Beobachters *B* durch die Durchbohrung des Hohlspiegels *SS*.

Die Lichtflamme L wirft ihre Strahlen so auf eine Sammellinse, dass sie von dem Hohlspiegel SS in der Entfernung d vereinigt werden, und, durch die Linse C concentrirt, die Netzhautstelle a stark beleuchten. Fig. 182 B demonstrirt die Aufstellung des Instrumentes.

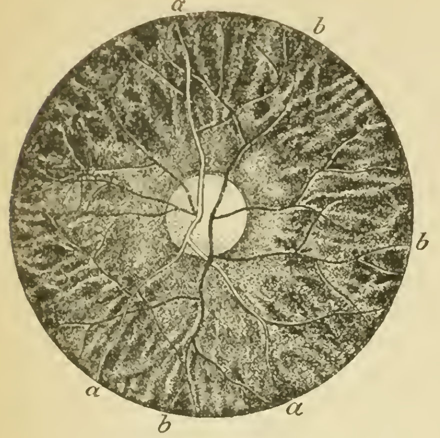


Fig. 183.
Ophthalmoskopisches Bild der Netzhaut: *a* Arterie, *b* Vene.



Bild der Netzhaut. — In dem Bilde der Netzhaut erscheint die Eintrittsstelle des Sehnerven, die Papille desselben, als ein hellleuchtender kreisrunder Fleck, da die Nervenfasern viel Licht reflectiren. Die Netzhaut zeigt eine grauröthliche Farbe. Die Stelle der Macula lutea erscheint nach Helmholtz etwas dunkler. In derselben erkennt man an einem leichten Lichtreflex die Stelle der Fovea centralis (Coccius). Donders beobachtete, dass beim Fixiren eines Punktes im Gesichtsfelde sich derselbe an dieser Stelle abbildet. Man erblickt ferner die Gefässe der Netzhaut, die Arteria und Vena centralis retinae mit ihren Verzweigungen (s. Fig. 183). Der Augenspiegel ist bekanntlich ein sehr wichtiges Instrument für die Augenheilkunde geworden, da sich mit demselben pathologische Veränderungen der Netzhaut und des Augeninnern erkennen lassen.

c) Die entoptischen Erscheinungen.

Unter gewissen Bedingungen kommen im Innern des Auges befindliche Objecte dadurch zur Wahrnehmung, dass die einfallenden Lichtstrahlen Schatten derselben auf die Netzhaut werfen. Diese Erscheinungen nennt man daher „entoptische".

Es entstehen entoptische Erscheinungen durch Trübungen, welche sich in den Augenmedien befinden, oder durch Körperchen, welche darin schwimmen, sowie durch körperliche Elemente der Medien, in denen eine Absorption stattfindet. Man nimmt solche Erscheinungen am besten wahr, wenn man durch parallele Lichtstrahlen einen möglichst scharfen Schatten der Körperchen auf die Netzhaut entwirft. Dies geschieht am besten, wenn man einen dunkeln Schirm (Fig. 184 A) mit feiner Oeffnung o in der Entfernung des vorderen Brennpunktes (12—13 mm) vor das Auge bringt und nach einer hellen Fläche, dem hellen Himmel oder einer Lampenglocke sieht, oder mit einer Sammellinse Licht auf die Oeffnung o concentrirt. Der aus dem Brennpunkt auffallende Strahlenkegel wirft einen Kernschatten des Körperchens a auf die Netzhaut in b, weil die auf dieselbe fallenden Strahlen parallel sind. Man kann durch die Bewegung des Lichtpunktes a entscheiden, ob sich das Körperchen vor oder hinter der Ebene der Pupille befindet. Es sei in Fig. 184 B pp die Pupille, v ein vor und h ein hinter derselben liegendes Körperchen, so werden Lichtstrahlen in

der Richtung vh von beiden Körperchen einen Schatten b auf dieselbe Stelle der Netzhaut NN werfen. Dringen aber die Strahlen schräg durch die Pupille ein, so wird der Schatten v' von v sich auf der Netzhaut in derselben Richtung in dem beleuchteten Kreis $c'd'$ wie dieser, der Schatten h' von h aber in diesem nach der anderen Seite verschieben.

Man sieht bei dieser Beobachtung in dem Gesichtsfeld einen hellen Kreis und bemerkt in diesem folgende Erscheinungen. Man erblickt erstens in dem Kreise unregelmässige dunkle Flecken, welche theils von Thränenflüssigkeit oder Schleim auf der Cornea, theils von etwaigen Trübungen der Augenmedien herrühren. Zweitens sieht man eine meist sechsstrahlige Figur, welche durch den Bau der Krystalllinse entsteht. Drittens sieht man in dem Gesichtsfelde perlschnurartige Fäden von rundlichen Körperchen umherschwimmen, die sog. „fliegenden Mücken" (Mouches volantes). Dieselben sind zellige Elemente, welche entweder in dem Glaskörper oder zwischen Glaskörper und Netzhaut liegen und sich frei bewegen können. Sie sind specifisch leichter als die Flüssigkeit, in der sie sich befinden;

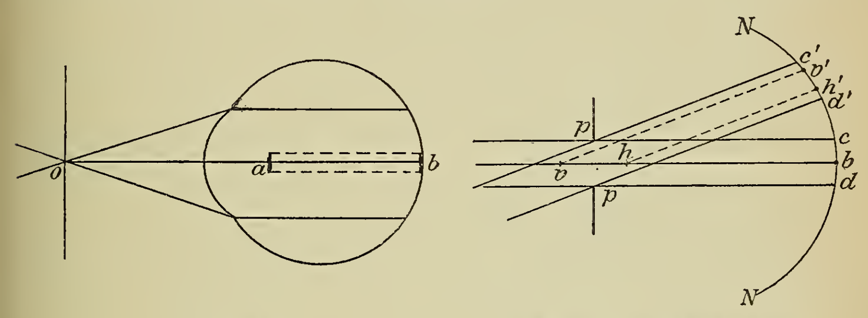


Fig. 184 A. Fig. 184 B. Entoptische Figuren.

denn in ruhiger Lage des Bulbus sinken sie im Gesichtsfeld nach unten, steigen also in Wirklichkeit nach oben. Bei jeder Bewegung des Bulbus werden sie nach der einen oder anderen Richtung geschleudert. Man sieht sie auch deutlich, wenn man die Oeffnung des Schirmes dicht vor das Auge hält, während die anderen an ihrem Orte bleibenden Figuren undeutlich werden, weil die auffallenden Strahlen in diesem Falle divergiren und die Schatten grösser und schwächer werden. Daraus geht wohl hervor, dass die fliegenden Mücken der Netzhaut sehr nahe liegen. Man bemerkt dieselben auch leicht beim Mikroskopiren, namentlich bei gebeugtem Kopfe, da sie sich immer an den oberen Stellen des Bulbus anhäufen. Sind sie in grosser Menge vorhanden, so werden sie auch beim gewöhnlichen Sehen auf einer hellen Fläche wahrgenommen. Im Uebrigen treten beim gewöhnlichen Sehen die entoptischen Figuren desshalb nicht auf, weil das Licht von allen Punkten der Pupille auf die Netzhaut auffällt und daher keinen Kernschatten der kleinen inneren Objecte auf dieselbe werfen kann.

Eine sehr interessante entoptische Wahrnehmung bildet viertens die Purkinje'sche Aderfigur". Dieselbe entsteht durch den Schatten, welchen die Gefässe in den vorderen Schichten der Netzhaut auf der dahinter gelegenen lichtempfindlichen Stäbchen- und

Zapfenschicht erzeugen. Man sieht diese Figur am leichtesten unter folgenden Bedingungen: Man stelle sich im dunkeln Zimmer einer gleichmässig dunklen Wand gegenüber und bewege eine Kerzenflamme seitlich in geringer Entfernung vor dem Auge hin und her, während man auf die Wand blickt, so sieht man ein matt röthlich erleuchtetes Gesichtsfeld, in welchem nach einiger Zeit dunkle Gefässfiguren auftreten. Dieselben stimmen in ihrem Aussehen mit den Verzweigungen der Netzhautgefässe überein. Heinrich Müller hat die richtige Erklärung für die Entstehung der Aderfigur gegeben. Man sieht die Gefässschatten nicht etwa in der Lichtflamme oder in deren unmittelbarer Umgebung, sondern sie treten erst in einiger Entfernung von derselben im Gesichtsfelde auf. Daraus folgt, dass nicht etwa die von

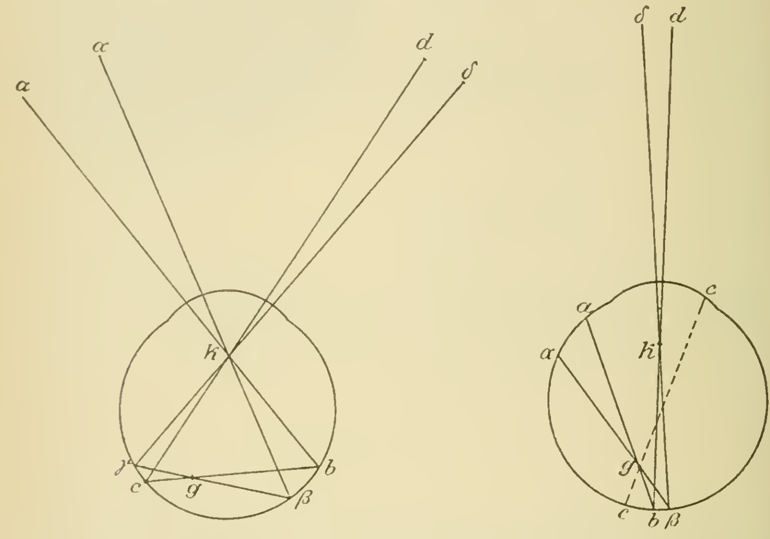


Fig. 185A und Fig. 185B.
Construction zur Purkinje'schen Aderfigur.

der Flamme direct einfallenden Strahlen die schattenwerfenden sind, vielmehr sind es diejenigen Strahlen, welche von dem Netzhautbilde der Flamme sich nach allen Richtungen hin zerstreuen. Es sei Fig. 185A *a* die Lage der Lichtflamme, so finden wir die Lage des Netzhautbildes *b*, indem wir durch den Knotenpunkt des Auges *k* den Richtungsstrahl *akb* ziehen. Liegt nun in *g* ein Netzhautgefäss, so wirft der Strahl *bg* einen Schatten auf die periphere Netzhautschicht nach *c*. Da wir aber alle Wahrnehmungen in das Gesichtsfeld verlegen, so sehen wir diesen Schatten im Gesichtsfelde in der Richtung der Richtungslinie *ck* bei *d*. Sobald die Flamme von *a* nach α bewegt wird, wandert auch der Gefässschatten im Gesichtsfelde in derselben Richtung von *d* nach δ, weil sich das Netzhautbild von *b* nach β, der Schatten auf der Netzhaut demnach von *c* nach γ bewegt. Wird dagegen die Flamme *a* senkrecht gegen die Ebene *abg* bewegt, so macht der Schatten im Gesichtsfelde die entgegengesetzte Bewegung; denn wenn *a* unter die Ebene des Papieres

rückt, so rückt b nach oben, c nach unten und d wieder nach oben. Diese Erscheinungen bestätigen die von Müller gegebene Erklärung vollständig.

Man sieht bei einiger Uebung deutlich, dass die grossen Netzhautgefässe von der Stelle des Gesichtsfeldes ausstrahlen, welche ihrer Lage nach der Papille entsprechen. Man erkennt ferner die Stelle des deutlichsten Sehens der Netzhaut, die Macula lutea, in dem Schattenbilde daran, dass die kleinsten Gefässe von allen Seiten an dieselbe herantreten und dass sie frei von Gefässschatten ist. In dieser bemerkt man ferner einen halbmondförmigen Schatten an der direct fixirten Stelle des Gesichtsfeldes, welcher durch die Fovea centralis entsteht, deren Rand einen so gestalteten Schatten in die Fovea wirft. Bewegt man das Licht im Kreise um den fixirten Punkt des Gesichtsfeldes, so wandert dieser Schatten im Kreise und bildet eine napfförmige Figur als Bild der Fovea.

Sehr eigenthümlich ist es, dass die Aderfigur im Gesichtsfelde schnell verschwindet, wenn die Lichtflamme ganz still gehalten wird, und nur beim Hin- und Herbewegen derselben deutlich hervortritt. Man erklärt diese auffallende Thatsache daraus, dass die Netzhautstellen sehr schnell für die kleinen Helligkeitsunterschiede unempfindlich werden, welche in diesem Falle bestehen, und dass wir dieselben nur dann erkennen, wenn ein Wechsel in der Beleuchtung der Netzhautstellen eintritt, da die Erregung im ersten Momente der Beleuchtung am stärksten ist.

Eine andere Methode, die Aderfigur mit grösserer Schärfe zur Wahrnehmung zu bringen, besteht darin, im dunkeln Zimmer mit einer Linse helle Lichtstrahlen auf der Sclerotica zu concentriren, so dass das Licht durch die Augenhäute durchscheint und einen Schatten der Netzhautgefässe entwirft. Es sei (Fig. 185B) a der beleuchtete Punkt der Sclerotica, so entsteht in b der Schatten des Netzhautgefässes g, welchen man im Gesichtsfelde bei d erblickt. Wandert der Lichtpunkt von a nach α, so bewegt sich der Schatten auf der Netzhaut von b nach β und im Gesichtsfelde von d nach δ. Heinrich Müller hat nach dieser Methode die Entfernung der Netzhautgefässe von der lichtempfindlichen Schicht derselben gemessen. Legt man einen Durchmesser des Bulbus ce durch den Punkt g hindurch, so kommt es darauf an, die Entfernung cg zu ermitteln. Es verhält sich nun $ag : ge = bg : cg$, also $cg = \frac{ge \cdot bg}{ag}$. Es ist ferner $bg = \frac{\alpha g \cdot b\beta}{a\alpha}$, also $cg = \frac{\alpha g \cdot b\beta \cdot ge}{a\alpha \cdot ag}$. Von diesen Grössen sind αg, gd, $a\alpha$ und ag aus den Dimensionen des Bulbus und aus den Messungen des Versuches bekannt. Die Grösse $b\beta$ wird aus dem gleichschenkligen Dreieck $bk\beta$ bestimmt, in welchem man die Seite kb kennt und den Winkel $\beta kb = dk\delta$ aus der Verschiebung $d\delta$ an einer entfernten Skala ermittelt.

Heinrich Müller hat nach solchen Versuchen für den Abstand der Retinagefässe von der lichtempfindlichen Netzhautschicht Werthe von 0,17—0,32 mm gefunden; diese Werthe stimmen sehr gut mit den mikroskopischen Messungen an der Netzhaut überein. Die Retina-

gefässe verbreiten sich nur in der Nervenfaser-, Ganglienzellenschicht und feingranulirten Schicht, während die nach Aussen folgenden Schichten gefässfrei sind. Die Entfernung der grösseren Gefässe, welche in der Aderfigur zur Beobachtung kommen, von der Stäbchen- und Zapfenschicht beträgt etwa 0,2—0,3 mm. Diese Beobachtung ist daher unter Anderem auch ein guter Beweis dafür, dass die Lichtempfindung nur in der Stäbchen- und Zapfenschicht zu Stande kommt.

Eine dritte Methode, die Aderfigur wahrzunehmen, besteht darin, dass man durch ein mit einer feinen Oeffnung versehenes Kartenblatt nach dem hellen Himmel oder auf eine beleuchtete Lampenglocke sieht und dasselbe dicht vor dem Auge schnell seitwärts oder von oben nach unten hin- und herbewegt. Es treten dann in dem hellen Gesichtsfeld neben den Mouches volantes auch die Netzhautgefässe in scharfer feiner Zeichnung hervor. Die Gefässe erscheinen in diesem Falle viel kleiner, da die Beleuchtung von einem Punkte vor dem Auge durch einen wenig divergirenden Strahlenkegel stattfindet. Man erkennt die gefässarme Macula lutea gut; aber die Fovea centralis kommt nicht zur Wahrnehmung, weil die Strahlen nicht seitlich, sondern fast senkrecht auf dieselbe fallen. Bei senkrechten Bewegungen des Kartenblattes erscheinen die horizontal verlaufenden, bei seitlichen die senkrecht verlaufenden Gefässe deutlich. Beim Anhalten der Bewegungen verschwindet die Erscheinung.

Dass man beim gewöhnlichen Sehen von dem Schatten der Netzhautgefässe nichts wahrnimmt, erklärt sich erstens daraus, dass die Beleuchtung von allen Punkten der Pupillenfläche erfolgt und daher kein Kernschatten derselben entstehen kann, und zweitens daraus, dass die sehr schwachen entstehenden Halbschatten, da sie immer an derselben Stelle bleiben, nicht erregen würden, auch wenn sie dazu ausreichten.

Es ist fünftens als entoptische Erscheinung auch die Wahrnehmung des Blutkreislaufs in der Retina zu erwähnen. Wenn man starr nach dem hellen Himmel hinsieht, so bemerkt man zuweilen hie und da im Gesichtsfelde das Auftreten von hellen, mit einer Contour umgebenen, kleinen rundlichen Körperchen, welche sich in unregelmässigen Bahnen schnell bewegen und wieder verschwinden. Die Erscheinung macht ganz den Eindruck, als ob man die Bewegung der Blutkörperchen in den Capillaren der Netzhaut wahrnehme. Vierordt giebt an, dass die Geschwindigkeit der wahrgenommenen Bewegung mit der der Blutkörperchen in den Capillaren übereinstimme. Die Erscheinung wird deutlicher, wenn man durch ein blaues Glas sieht, weil blaue Strahlen von den Blutkörperchen stark absorbirt werden. Da die Capillaren der fein granulirten Schicht der Stäbchen- und Zapfenschicht schon viel näher liegen, als die grossen Blutgefässe der Nervenfaserschicht, so ist es denkbar, dass man den undeutlichen Schatten der Blutkörperchen wahrnimmt, zumal weil derselbe seinen Ort schnell wechselt. Wenn man durch ein blaues Glas den hellen Himmel betrachtet, bemerkt man auch in der Mitte des Gesichtsfeldes einen schwach dunkeln Fleck, der wahrscheinlich von der Absorption des blauen Lichtes durch das gelbe Pigment des gelben Fleckes herrührt (Helmholtz).

2. Die Lichtempfindungen und Gesichtswahrnehmungen.

Eine Lichtempfindung entsteht immer, wenn der Sehnervenapparat an irgend einem Punkte gereizt wird, sei es, dass der Reiz die Retina, den Sehnerven oder dessen Centra trifft. Beim gewöhnlichen Sehen wirkt das Licht als Reiz auf die Retina ein; es entstehen dadurch die objectiven Lichtempfindungen und Gesichtswahrnehmungen. Wenn aber irgend ein anderer Reiz den Sehnervenapparat erregt, so treten subjective Lichtempfindungen oder Gesichtswahrnehmungen auf. Nur die Retina besitzt die Fähigkeit, durch Licht in Erregung versetzt zu werden.

Bau der Retina. — Die Retina besteht aus mehrfachen Schichten. Der Sehnerv, welcher alle Augenhäute durchbohrt, breitet sich mit seinen Fasern von der Papille nach allen Seiten hin aus. Die Schichten der Retina, welche mit den Fasern des Opticus in nervösem Zusammenhange stehen, sind von Innen nach Aussen folgende (Fig. 186): 1. die Nervenfaserschicht, 2. die Ganglienzellenschicht, 3. die feingranulirte oder molekulare Schicht, 4. die innere Körnerschicht, 5. die Zwischenkörnerschicht, 6. die äussere Körnerschicht, 7. die Stäbchen- und Zapfenschicht. Diese nervösen Elemente der Netzhaut sind durch Bindegewebselemente gestützt und eingehüllt. Die innere Fläche der Nervenfaserschicht wird durch die Membrana limitans interna bedeckt; zwischen der äusseren Körner- und der Stäbchen- und Zapfenschicht liegt die von den Stäbchen- und Zapfenfasern durchbrochene Membrana limitans externa. Diese Membranen sind durch Stützfasern mit einander verbunden und bilden mit ihnen ein bindegewebiges Gerüst.

Die Ganglienzellen der Retina stehen durch einen Axencylinderfortsatz mit den Fasern der Nervenfaserschicht in Verbindung. Ihre Protoplasmafortsätze strahlen in die feingranulirte Schicht hinein. Die fein granulirte Schicht scheint eine ähnliche Struktur zu besitzen wie die graue Substanz des Rückenmarks und aus einem Geflecht feiner Fasern zu bestehen. Dieselbe Struktur zeigt auch die Zwischenkörnerschicht. Die Körnerschichten bestehen aus Körnerzellen, welche einen Aussen- und einen Innenfortsatz aussenden. Der Aussenfortsatz steht mit den Stäbchen und Zapfen in directer Verbindung. An den Stäbchen und Zapfen unterscheidet man ein Inneuglied und ein Aussenglied. Die Stäbchen haben eine cylindrische Form mit etwas breiterem Innen- und schmälerem Aussengliede. Die Zapfen haben ein viel breiteres flaschenförmiges Innenglied und ein schmales kegelförmiges Aussenglied. Die Innenglieder bestehen aus einer feinkörnigen streifigen Substanz, die Aussenglieder aus einer homogenen stark lichtbrechenden Substanz und zerfallen leicht in kleine Querplättchen.

Die Fig. 187 zeigt den Zusammenhang, in welchem die Elemente der einzelnen Netzhautschichten mit einander stehen.

Die Macula lutea zeichnet sich ausser durch ihre gelbe Farbe dadurch aus, dass sie keine eigentliche Nervenfaserschicht besitzt, indem die Fasern derselben sie bogenförmig umgeben. Die Zahl der Zapfen nimmt gegenüber der der Stäbchen in ihr beträchtlich zu. In dem gelben Fleck ist ein Zapfen von einem einfachen Kranz von Stäbchen

umgeben, auf den übrigen Theilen der Netzhaut etwa von einem drei- bis vierfachen. Im gelben Fleck ist die Netzhaut dünner als in der Umgebung desselben und verdünnt sich immer mehr nach der Fovea centralis zu. Es nehmen hier von Innen nach Aussen allmählig

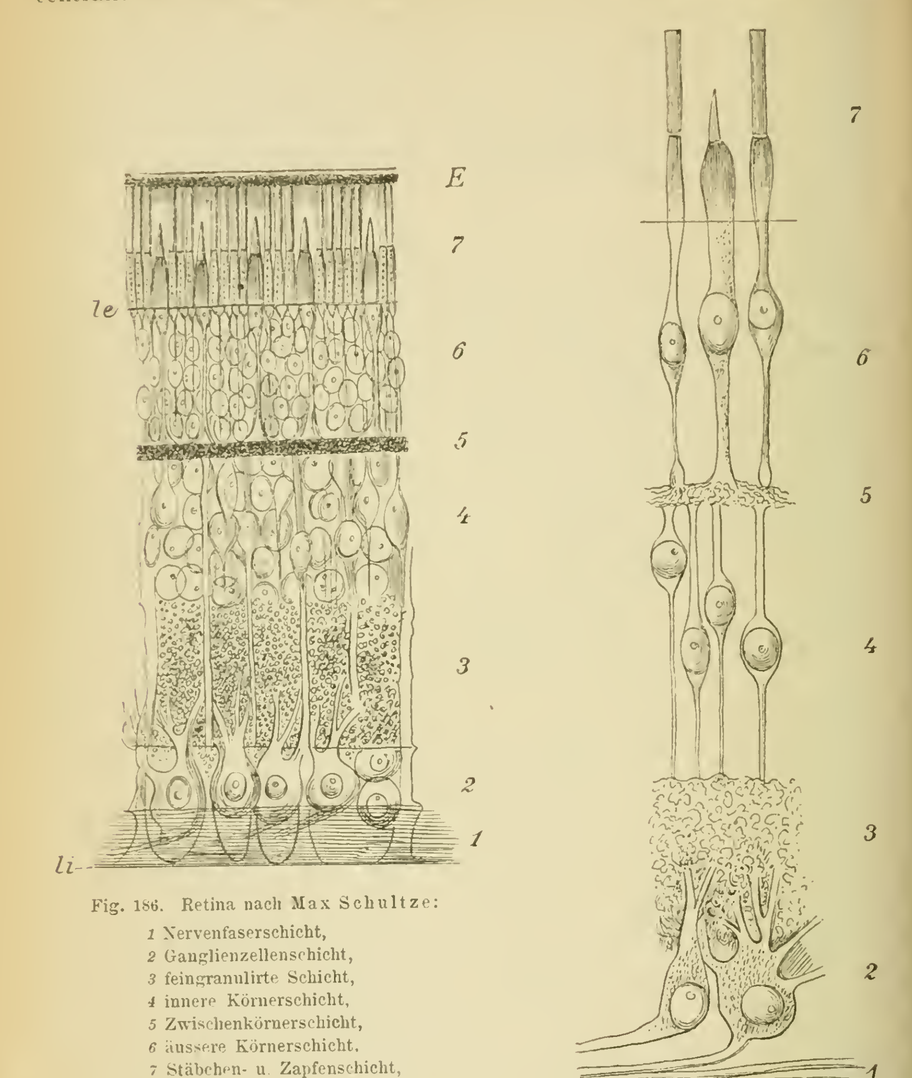


Fig. 186. Retina nach Max Schultze:
1 Nervenfaserschicht,
2 Ganglienzellenschicht,
3 feingranulirte Schicht,
4 innere Körnerschicht,
5 Zwischenkörnerschicht,
6 äussere Körnerschicht,
7 Stäbchen- u. Zapfenschicht,
E Retinaepithel,
li Membrana limitans interna,
le Membrana limitans externa.

Fig. 187. Verbindung der Retinaelemente nach M. Schultze.

die Schichten der Netzhaut an Dicke ab, so dass in der Fovea selbst nur noch die äussere Körnerschicht und Zapfenschicht vorhanden ist. Letztere enthält nur lange dünne, dicht stehende Zapfen, keine Stäbchen.

Fig. 188 stellt einen Schnitt durch die Fovea dar, an welchem

man erkennt, dass die Zapfenfasern in radiärer Richtung nach der Fovea hinziehen. Die zu den Zapfen der Fovea gehörigen Nervenfasern liegen daher in weiterer Umgebung derselben und verbinden sich durch radiär geordnete Elemente mit den Zapfen.

a) Die Erregungen der Netzhaut.

Eine jede Erregung der Netzhaut ruft eine Lichtempfindung hervor, deren Ursache vermöge der Vorstellung in die Aussenwelt verlegt wird. Auf diese Weise entsteht die Wahrnehmung des Gesichtsfeldes, in welchem wir alle Licht aussendenden Körper an ihrem Orte erblicken. Die Verlegung des gesehenen Objectes in das Gesichtsfeld geschieht in der Richtung des zugehörigen Richtungsstrahles. Wenn man daher den erregten Punkt der Netzhaut mit dem Knotenpunkte (genauer dem hinteren Knotenpunkte) des Auges verbindet und diese Linie nach Aussen verlängert, so verlegt das Auge die Wahrnehmung in den Punkt, in welchem die Richtungslinie das Gesichtfeld trifft. Daher sehen wir die Gegenstände aufrecht, obgleich das Netzhautbild ein umgekehrtes ist. Dass die Verlegung des Wahrgenommenen in

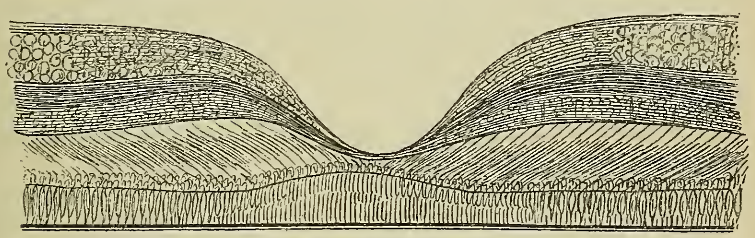


Fig. 188. Fovea centralis nach M. Schultze.

die Aussenwelt in derselben Richtung erfolgt, in welcher der Richtungsstrahl einfällt, kann nur eine Folge der während des Lebens gemachten Erfahrung über die Lage der gesehenen Objecte im Gesichtsfelde sein. Dieser Erfahrung gemäss ruft auch jede andere nicht durch Licht hervorgerufene Erregung der Netzhaut und des ganzen Sehnervenapparates eine Wahrnehmung im Gesichtsfelde hervor. Die subjectiven Lichtempfindungen werden daher ihrer Ursache nach in die Aussenwelt verlegt und zwar an denselben Ort, an welchem ein leuchtendes Object sich befinden würde, welches sich an der erregten Netzhautstelle abbilden würde.

Die subjectiven Lichtempfindungen. — Mechanische Reizungen. Es entstehen subjective Lichtempfindungen durch mechanische Reizungen des Sehnervenapparates. Unter diesen sind die Reizungen der Netzhaut durch Schlag und Stoss bekannt. Joh. Müller hat die Lichtempfindungen genauer beschrieben, welche durch einen Druck auf einzelne Stellen der Netzhaut hervorgerufen werden. Drückt man bei geschlossenem Auge oder im Dunkeln mit einem Stecknadelknopf gegen den Augapfel im inneren oder äusseren Augenwinkel oder gegen eine obere oder untere Stelle desselben, so erblickt man im Gesichtsfelde eine helle kreisförmige Figur und zwar in der der gereizten Stelle entgegengesetzten Hälfte des Gesichtsfeldes. Diese

„Druckfiguren“ entstehen wahrscheinlich durch directe mechanische Reizung der Stäbchen- und Zapfenschicht, welche am weitesten nach Aussen liegt, nicht durch Reizung der Nervenfasern. In letzterem Falle würde die Druckfigur nicht kreisförmig, sondern streifenförmig sein, da auch Fasern peripherer gelegener Stellen mit erregt würden. Der helle Kreis der Druckfigur umschliesst eine dunkle Fläche.

Ferner kann die Eintrittsstelle des Sehnerven durch mechanische Reizung subjectiv wahrgenommen werden. Dies geschieht, wenn man im Dunkeln oder bei festgeschlossenen und verdeckten Augen schnelle Drehungen des Augapfels ausführt. Man sieht dabei im Gesichtsfelde jedes Auges etwas nach Aussen von dem Centrum desselben einen kleinen feurigen Kreis oder Halbkreis. Diese Stelle entspricht der Eintrittsstelle des Sehnerven. Der Vorgang erklärt sich daraus, dass durch die Bewegung des Bulbus die den Sehnerven umgebenden Partien der Netzhaut gezerrt werden.

Eine mechanische Reizung der Netzhaut findet auch in geringem Grade bei starkem Accommodiren statt, und erzeugt das schon oben erwähnte Accommodationsphosphen, das von Czermak beobachtet wurde.

Dass die mechanische Reizung des Opticusstammes subjective Lichtempfindung hervorruft, geht aus der Erfahrung hervor, dass bei der Durchschneidung desselben von den operirten Personen ein Lichtblitz empfunden wird.

Eigenlicht. Die Netzhaut und der übrige Sehnervenapparat kann auch durch innere physiologische wie pathologische Reize in Erregung versetzt werden. In der Dunkelheit beobachtet man das sog. Eigenlicht der Netzhaut oder das „Lichtchaos“ (Purkinje). Dasselbe tritt im dunkeln Gesichtsfeld als schwach leuchtender, wallender Nebel auf und nimmt die mannigfaltigsten wolkenartigen Gestalten an. Je länger man im Dunkeln verharrt, desto stärker treten diese subjectiven Lichtempfindungen im Gesichtsfelde hervor. Sie beruhen wohl zum Theil auf den in der Netzhaut stattfindenden Stoffwechselprocessen und entsprechen vielleicht einem hier beständig stattfindenden Vorgange der Dissimilirung in den Sehsubstanzen. Zum Theil muss das Eigenlicht auf innere Processe in den Centren des Sehnerven zurückgeführt werden, da diese Erscheinungen auch nach Fortnahme beider Augäpfel vorhanden sein können. Endlich beruhen Phantasmen und Hallucinationen, wie die Gesichtswahrnehmungen im Traum auf inneren Processen in der Sehsphäre des Grosshirns.

Elektrische Reizung. Subjective Lichtempfindungen werden ferner durch elektrische Reize hervorgerufen. Pfaff, Ritter und Purkinje haben beobachtet, dass beim Schliessen und Oeffnen eines durch den Augapfel oder den Sehnerven geleiteten constanten Stromes ein Lichtblitz im dunkeln Gesichtsfelde erscheint. Man nimmt diese Erscheinungen wahr, wenn man im dunkeln Raum die Elektroden innen und aussen vom Auge aufsetzt, oder wenn man eine Elektrode an die Stirn über dem Auge und die andere am Nacken anbringt. Im ersteren Falle geht der Strom hauptsächlich durch die Netzhaut, in letzterem geht er auch in auf- oder absteigender Richtung durch den Stamm des Nerven. Purkinje und Helmholtz haben auch während der Stromesdauer Lichterscheinungen gesehen, die sich wahrscheinlich durch Elektro-

tonus der Nervenfasern erklären lassen. Auch die Eintrittsstelle des Sehnerven macht sich dabei bemerkbar. Der aufsteigende Strom erhellt das Gesichtsfeld in bläulicher Färbung, indem er das Eigenlicht der Netzhaut verstärkt. Der absteigende Strom verdunkelt das Gesichtsfeld in gelbröthlicher Färbung, indem er das Eigenlicht schwächt. Im ersteren Falle erscheint die Papille als dunkler, im letzteren als heller Kreis.

Helmholtz beobachtete ferner, dass wenn der Strom durch den Augapfel vom äussern zum innern Augenwinkel strömt oder umgekehrt, eine Erhellung in der einen und eine Verdunkelung in der andern Hälfte des Gesichtsfeldes eintritt. Geht der Strom in der Richtung von den Ganglienzellen nach den Stäbchen und Zapfen, so wird das Gesichtsfeld erhellt, geht er von den Stäbchen und Zapfen nach den Ganglienzellen, so wird das Gesichtsfeld verdunkelt. Alle diese Erscheinungen lassen sich demnach auf die Entstehung eines An- und Katelektrotonus in der Stäbchen- und Zapfenschicht zurückführen. Es scheint hiernach, dass bei der Durchströmung vom Auge zum Nacken nicht der Opticusstamm, sondern die Netzhautelemente in Elektrotonus gerathen. In diesem Falle würde der aufsteigende Strom Katelektrotonus, der absteigende Strom Anelektrotonus in den Stäbchen und Zapfen erzeugen, was mit den übrigen Ergebnissen wohl übereinstimmen würde.

Purkinje hat bei der Durchströmung des Auges auch Erhellungen und Verdunkelungen des objectiven Gesichtsfeldes beobachtet. Bei Reizung mit Inductionsströmen und Schlägen einer Leydener Flasche entstehen ebenfalls subjective Lichterscheinungen.

Die Reizung der Netzhaut durch Licht. Der blinde Fleck. — Die Netzhaut kann an allen Stellen durch Licht in Erregung versetzt werden; dagegen ist die Eintrittsstelle des Nervus opticus, die Papille, unempfindlich gegen Licht, weil sich an derselben keine erregbaren Netzhautelemente befinden. Diese Stelle des Augenhintergrundes wird daher der blinde Fleck, oder nach dem

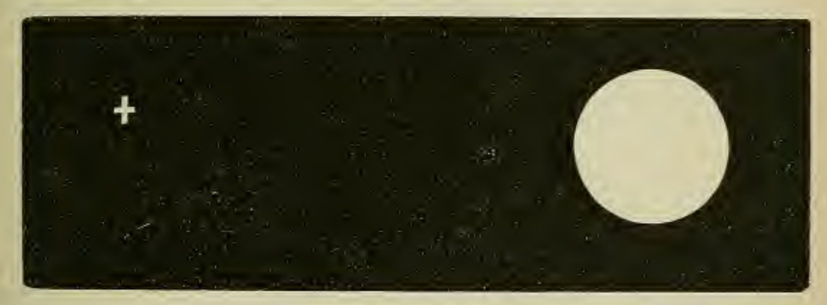


Fig. 189. Blinder Fleck.

Entdecker desselben der Mariotte'sche Fleck genannt. Man kann leicht nachweisen, dass Objecte des Gesichtsfeldes, welche sich auf der Papille abbilden, nicht wahrgenommen werden. Da die Papille etwas nach Innen vom Centrum der Netzhaut liegt, auf welcher die fixirten Objecte sich abbilden, so liegt die dem blinden Fleck entsprechende Stelle des Augenhintergrundes in dem Gesichtsfeld eines jeden Auges etwas nach Aussen von dem fixirten Punkt.

Die Fig. 189 kann zum Nachweis des blinden Fleckes benutzt werden. Wenn wir das linke Auge schliessen und mit dem rechten Auge das kleine Kreuz fixiren, während wir die Figur in der Nähe betrachten, so werden wir eine solche Entfernung ausfindig machen können, in welcher der, rechter Hand befindliche, weisse Fleck im Gesichtsfelde verschwindet. Der Versuch fällt ebenso aus, wenn wir statt eines weissen Fleckes auf schwarzem Grunde einen schwarzen Fleck auf weissem Grunde unter denselben Bedingungen betrachten. In beiden Fällen erscheint uns der Grund continuirlich zu sein. Man kann nachweisen, dass das stärkste Licht, selbst die Sonne, mit der Papille nicht wahrgenommen wird.

Fig. 190 zeigt die Lage eines Richtungsstrahls bkp, welcher den blinden Fleck trifft, wenn der fixirte Punkt a sich auf der Stelle des deutlichsten Sehens in c abhildet. Der Punkt b wird daher nicht gesehen. Man kann die Winkelentfernung des blinden Flecks von der Stelle des deutlichsten Sehens c ermitteln, indem man den Abstand ab, die Entfernung ak misst, und den Winkel $akb = ckp$ berechnet. Die hieraus gefundene Grösse pc stimmt mit dem Abstand der Papille von der Stelle des deutlichsten Sehens, in der Macula lutea, genau überein. Die innere Grenze des blinden Flecks ist 12°, die äussere etwa 18° von dem Centrum der Macula lutea, der Fovea centralis, entfernt; er besitzt also einen horizontalen Durchmesser von etwa 6°. Wenn man bei dem oben beschriebenen Versuch mit einer Bleistiftspitze den blinden Fleck nach allen Richtungen hin auf einem Papier absucht, so findet man, dass er nicht genau kreisförmig ist, sondern einige unregelmässige Fortsätze zeigt, welche kleinen abgehenden Aestchen des Opticus entsprechen.

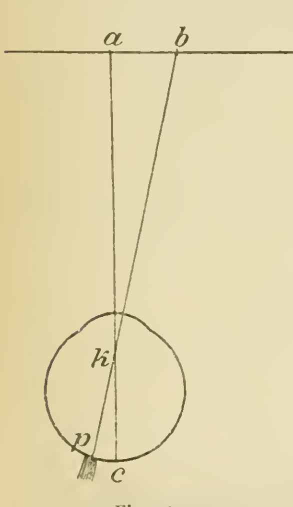


Fig. 190.

Man findet bei genauerer Untersuchung ferner, dass der Mittelpunkt des blinden Fleckes nicht genau im horizontalen Meridian des Auges liegt, sondern etwas oberhalb desselben, weil der N. opticus etwas schräg von oben nach unten an den Bulbus herantritt. Desshalb liegt auch in der Fig. 189 das Kreuz höher als der Mittelpunkt des weissen Fleckes, da im Netzhautbild die Lage eine umgekehrte ist.

Es folgt aus der Erscheinung des blinden Fleckes unmittelbar, dass die Sehnervenfasern gegen Licht gänzlich unempfindlich sind. Dies bestätigt sich durch das Faktum, dass der Stumpf des N. opticus nach Herausnahme des Bulbus von den stärksten Lichtstrahlen nicht erregt werden kann. Daraus muss man die weitere Folgerung machen, dass auch die Nervenfaserschicht der Netzhaut nicht von den durch sie hindurchgehenden Lichtstrahlen in Erregung versetzt werden kann, da die Fasern derselben sich von denen des Stammes in nichts unterscheiden.

Beim Sehen mit einem Auge entsteht durch den blinden Fleck

eine kleine Lücke im Gesichtsfelde, in welcher die Objecte nicht wahrgenommen werden. Bei einiger Aufmerksamkeit und Uebung bemerken wir dies sehr gut, wenn wir ein Auge schliessen. Beim Sehen mit beiden Augen aber tritt diese Lücke nicht hervor, weil ein Object, welches sich in einem Auge auf dem blinden Fleck abbildet, in dem andern Auge mit einer andern Netzhautstelle gesehen wird.

Man hat sich die Frage vorgelegt, wesshalb diese Lücke im Gesichtsfelde nicht als schwarzer Fleck erscheint. Darauf muss man antworten, dass dies ebensowenig möglich sei, wie die Wahrnehmung eines dunkeln Gesichtsfeldes hinter unserm Rücken. Ein schwarzer Fleck im Gesichtsfelde tritt nur auf, wenn sich derselbe auf sehenden Partien der Netzhaut abbildet. Der Ruhezustand der lichtempfindlichen Netzhautelemente wird als Schwarz empfunden. Die Fasern der Papille sind aber ebenso wenig lichtempfindlich wie unsere äussere Haut. Die Wahrnehmung von Hell und Dunkel hört an der Papille ebenso auf, wie an den Grenzen der Netzhaut. Sehr bemerkenswerth ist es daher, dass wir die Lücke im Gesichtsfelde nicht wahrnehmen, wenn wir auf eine gleichförmige, z. B. weisse Fläche sehen. Die Punkte der Netzhaut in der Peripherie des blinden Fleckes verhalten sich so, als ob je zwei diametral gelegene Punkte einander benachbart wären. Dies hat Volkmann mit Hilfe der nebenstehenden Fig. 191 nachgewiesen, in welcher die Lücke *b c* der Linie *a b c d* verschwindet, wenn sie beim

a *b* *c* *d*

Fig. 191.

Fixiren von *a* auf den blinden Fleck fällt. In diesem Falle erscheint die Linie continuirlich, und die Punkte *b* und *c* werden in denselben Punkt des Gesichtsfeldes verlegt. Im Gesichtsfelde rücken also alle Punkte zusammen, welche sich auf diametralen Stellen der Peripherie des blinden Fleckes abbilden.

Das directe und indirecte Sehen. — Beim Sehen werden diejenigen Theile des Gesichtsfeldes am schärfsten und deutlichsten wahrgenommen, welche sich innerhalb des gelben Fleckes abbilden. Die Deutlichkeit der Wahrnehmung nimmt um so mehr ab, je weiter entfernt die Bilder von dem gelben Flecke peripheriewärts liegen, und ist an dem Rande der Netzhaut am geringsten. Man nennt das Sehen mit dem gelben Fleck das directe Sehen, und das mit den übrigen Theilen der Netzhaut das indirecte.

Wenn im directen Sehen ein Punkt des Gesichtsfeldes scharf fixirt wird, so bildet sich derselbe in der Fovea centralis ab. Dass sich dies so verhält, hat Donders mit dem Augenspiegel nachgewiesen. Auch erscheint bei der entoptischen Wahrnehmung die Fovea an der Stelle des fixirten Punktes im Gesichtsfelde. Die Fovea centralis ist daher diejenige Stelle der Netzhaut, mit welcher am schärfsten und deutlichsten gesehen wird.

Diejenige Richtungslinie des Sehens, welche den fixirten Punkt des Gesichtsfeldes mit seinem Bildpunkt in der Fovea verbindet, heisst die Gesichtslinie oder Fixationslinie. In Fig. 190 ist *a k c* die Gesichtslinie. Dieselbe geht, wie alle Richtungslinien, durch den ge-

meinsamen Knotenpunkt k hindurch. Für genauere Berechnungen indess hat man alle Richtungslinien des Sehens durch den hinteren Knotenpunkt und den Bildpunkt zu legen.

Die Fovea centralis liegt nicht genau in der optischen Axe des Auges, sondern ein wenig nach Aussen und meist nach Unten von der Stelle, wo die optische Axe die Retina schneidet. Daher fällt die Gesichtslinie nicht mit der optischen Axe genau zusammen. Fig. 162 (S. 585) giebt nach Helmholtz die Lage der Gesichtslinie $G\,G$ gegen die optische Axe $f_1\,f_2$ für einen horizontalen Schnitt durch das rechte Auge von oben gesehen an. Der Winkel zwischen Axe und Gesichtslinie beträgt etwa $4-5^0$ und ist immerhin so klein, dass er für das gewöhnliche Sehen nicht in Betracht kommt.

Das scharfe Sehen mit der Fovea centralis beweist unmittelbar, dass die Lichterregung der Netzhaut einzig und allein in der Stäbchen- und Zapfenschicht stattfindet, und dass die übrigen Schichten der Netzhaut vom Lichte nicht direct gereizt werden, sondern Leitungsapparate zu den Nervenfasern sind. In der Fovea sind ausser den langen und dicht stehenden Zapfen (s. Fig. 188) nur wenige Zellen der äusseren Körnerschicht vorhanden, und da der Fovea die deutlichste Gesichtswahrnehmung zukommt, so können es nur die hier befindlichen Zapfen sein, die durch die Lichtschwingungen in Erregung gerathen. Ein anderer Beweis hierfür wird durch die Wahrnehmung der Purkinje'schen Aderfigur geliefert und durch die von H. Müller angestellte Berechnung über die Entfernung der Netzhautgefässe von der lichtempfindlichen Schicht (s. S. 607).

Im indirecten Sehen nehmen wir die Objecte um so weniger deutlich wahr, je weiter ihre Bilder, sowohl nach der einen wie andern Richtung hin, von der Macula lutea entfernt liegen. Wir sind aber mit einiger Uebung im Stande, unsere Aufmerksamkeit auf die indirect gesehenen Objecte zu richten. Der Unterschied des directen und indirecten Sehens in der Schärfe der Wahrnehmung könnte einen rein optischen Grund darin haben, dass die peripheren Bilder der Netzhaut weniger scharf sind als die centralen. Jedoch ist die Abnahme der Bildschärfe mit der Entfernung von der Augenaxe nicht so bedeutend, um diesen Unterschied zu erklären, da das Auge sehr periskopisch (s. S. 586) gebaut ist. Donders hat auch mit Hilfe des Augenspiegels gesehen, dass die peripheren Netzhautbilder deutlich genug sind, um scharf erkannt zu werden. Wenn wir daher trotzdem die peripheren Bilder undeutlich wahrnehmen, so muss der Grund hierfür in den physiologischen Eigenschaften der Netzhaut liegen. Die im indirecten Sehen wahrgenommenen Objecte erscheinen auch keineswegs in der Weise unscharf, wie dies beim directen Sehen und ungenauer Einstellung des Auges in Folge der Zerstreuungskreise der Fall ist. Das gesammte Gesichtsfeld lässt sich vielmehr mit einem Gemälde vergleichen, dessen mittlere Partien bis ins Detail ausgeführt sind, während es nach den Seiten hin mehr und mehr in eine Skizze übergeht (Helmholtz). Als eine physiologische Ursache für die ungenaue Wahrnehmung im indirecten Sehen könnte man den Bau der Netzhaut ansehen. Während in der Macula lutea die Nervenfaserschicht fehlt und in der Fovea centralis sogar alle übrigen Schichten bis auf einen geringen Rest zu Gunsten der lichtempfindlichen Schicht

verschwinden, sind die peripheren Netzhautpartien mit einer mehr oder weniger starken Faserschicht versehen. In der Fovea gelangen daher die Lichtstrahlen in der lichtempfindlichen Schicht zur Vereinigung, ohne dass sie erst durch andere trübe, lichtabsorbirende und brechende Schichten hindurchtreten; hierdurch ist die Fovea vor der übrigen Macula und diese wieder wegen der Abwesenheit der Faserschicht vor den peripheren Netzhautpartien entschieden bevorzugt. Eine zweite und wohl die wichtigste Ursache für die bessere Wahrnehmung im directen Sehen muss aber in dem Bau der Stäbchen- und Zapfenschicht selbst gesucht werden. Unter den beiden Elementen dieser Schicht muss man die Zapfen für diejenigen halten, denen die Fähigkeit der schärfsten Lichtwahrnehmung zukommt, da sie in der Fovea ausschliesslich vertreten sind und ihre Anzahl in der Macula gegenüber den Stäbchen eine viel grössere ist, als in den peripheren Netzhautpartien. Aber auch die Stäbchen sind lichtempfindliche Elemente, da bei einigen Thieren nur Stäbchen in der Netzhaut vorkommen. Ausserdem giebt es in der menschlichen Netzhaut keinen Punkt, welcher nicht lichtempfindlich wäre. Wären die Stäbchen unempfindlich, so müssten in den peripheren Theilen des Gesichtsfeldes kleine Punkte verschwinden, wenn sie sich auf Stäbchen abbildeten.

Von grosser Bedeutung für die Wahrnehmung der Bilder mit der Stäbchen- und Zapfenschicht ist es entschieden, dass diese die äusserste Schicht der Netzhaut bildet und dass sie von einer Pigmentepithelschicht bedeckt wird, welche an die pigmentreiche Chorioidea angrenzt. Diese Anordnung hat den grossen Vortheil, dass die Strahlen nach ihrer Vereinigung in den Stäbchen und Zapfen unmittelbar durch Absorption in dem Grade vernichtet werden, dass eine störende Reflexion zerstreuten Lichtes nicht stattfinden kann. Würde, wie es bei wirbellosen Thieren, den Cephalopoden, der Fall ist, die Stäbchenschicht an der inneren Fläche der Netzhaut liegen, so würde eine nicht unbedeutende Reflexion von der dahinter liegenden Nervenfaserschicht aus eintreten, welche die Wahrnehmung des Bildes stören könnte, während eine davor gelegene Faserschicht das reflectirte Licht nach Aussen sendet. Die bei den Wirbelthieren stattgefundene Umordnung der Retinaschichten muss daher als eine sehr zweckmässige Erwerbung angesehen werden, welche im Laufe der Entwicklung vor sich gegangen ist.

Die Retinaepithelzellen, welche den Aussengliedern der Stäbchen und Zapfen mützenartig aufsitzen, senden lange pigmentirte Fortsätze zwischen die Stäbchen und Zapfen hinein, welche oft bis zur Membr. limitans ext. reichen, und tragen hierdurch auch zur Absorption der aus den Stäbchen und Zapfen seitlich austretenden Lichtstrahlen bei.

Der Ortssinn der Netzhaut — Sehschärfe. — Unter Ortssinn der Netzhaut versteht man das Vermögen derselben, den Ort der Objectpunkte im Gesichtsfelde zu erkennen und diese von einander zu unterscheiden. Es ist der Ortssinn der Netzhaut dem der äusseren Haut vergleichbar. Derselbe ist wie in der Haut nicht an allen Stellen gleich gut ausgebildet.

Die Fähigkeit der Netzhaut überhaupt, den Ort der Erregung in ihr mit mehr oder weniger grosser Genauigkeit durch die Lokali-

sirung im Gesichtsfelde zu unterscheiden, kann, wie der Ortssinn der Haut, nur darauf zurückgeführt werden, dass die lichtempfindlichen Elemente durch isolirte Leitungen mit dem percipirenden Centrum im Gehirn in Verbindung stehen. Die Stäbchen und Zapfen bilden daher eine feine Mosaik, deren Felder den zugehörigen Punkten des Gesichtsfeldes entsprechen und deren Erregung vermöge einer isolirten Leitung zum Centrum die Vorstellung dieser Punkte im Gesichtsfelde hervorruft. Man hat den Grad des Ortssinnes der Netzhaut auch kurz die Sehschärfe genannt, muss diesen Begriff aber wohl von der Sehfähigkeit, die durch die Refraktion bedingt ist, unterscheiden. Will man daher die Sehschärfe eines Auges prüfen, so muss man vorher dasselbe, wenn nöthig, durch passende Gläser vollständig corrigiren. Die Sehschärfe prüft man nach Analogie der Tastschärfe der Haut dadurch, dass man zwei sehr nahe Punkte betrachtet und den geringsten Abstand derselben misst, bei welchem sie noch gesondert wahrgenommen werden. Die Erfahrung, dass wir mit der Macula lutea und besonders beim Fixiren mit der Fovea die Gegenstände am besten wahrnehmen, ergiebt schon, dass die Sehschärfe in der Fovea am grössten ist, weniger gross im Gebiete der Macula und am kleinsten in den peripheren Stellen der Netzhaut.

Nach Beobachtungen von Hooke an Doppelsternen, von Tobias Meyer und E. H. Weber an weissen Streifen auf dunklem Grunde und nach ähnlichen Messungen von Helmholtz unterscheidet man beim Fixiren zwei Punkte im Gesichtsfelde, wenn dieselben unter einem Gesichtswinkel von 60—73 Bogensecunden gesehen werden. Diese Differenz entspricht einem Abstande der Bildpunkte auf der Netzhaut von 0,00526—0,00438 mm. Es ist von grossem Interesse, diesen kleinsten merklichen Abstand mit dem Durchmesser eines Zapfens zu vergleichen. Nach den Messungen von Kölliker, M. Schultze und Anderen beträgt dieser im gelben Flecke 0,0054—0,0020 mm und weniger. Die Aussenglieder der Zapfen in der Fovea haben nach M. Schultze nur 0,00066 mm Durchmesser. Es genügt also die Feinheit dieser Elemente in der Fovea vollkommen, um zwei so nahe befindliche Punkte im Gesichtsfelde gesondert zur Wahrnehmung zu bringen. Nach den Anschauungen von Weber würde wie auf der Haut eine Sonderung zweier Empfindungen erst dann möglich sein, wenn zwischen zwei erregten Elementen mindestens ein unerregtes liegen würde (s. S. 567), d. h. der Durchmesser eines Elementes würde die Grenze für die kleinste wahrnehmbare Distanz auf der Netzhaut sein.

In der Macula lutea nimmt die Sehschärfe mit der Entfernung von der Fovea continuirlich ab; von der Grenze der Macula an findet die Abnahme der Sehschärfe in vermehrtem Grade nach der Peripherie hin statt; an der Ora serrata ist die Sehschärfe am kleinsten. Förster und Aubert haben die Sehschärfe im indirecten Sehen gemessen, indem sie zwei Punkte auf einem Papier unter verschiedenem Gesichtswinkel im indirecten Sehen beobachten. Am besten stellt man solche Beobachtungen mit einem Perimeter an, welches aus einem Halbkreisbogen von etwa 1 m Radius besteht, in dessen Mittelpunkt das beobachtende Auge eingestellt wird. Das mit zwei Punkten versehene Papier wird auf der Kreistheilung so weit verschoben, bis die Punkte

im indirecten Sehen nicht mehr von einander unterschieden werden können. Indem man den Perimeterkreisbogen um den fixirten Punkt dreht, kann man ihn in alle Meridiane der Netzhaut einstellen.

Die von Aubert und Förster nach einer solchen Methode angestellten Beobachtungen haben folgende Resultate ergeben. Es wurden z. B. zwei schwarze Flecke auf weissem Papier, von 2,5 mm Durchmesser und 14,5 mm Abstand ihrer Mittelpunkte in einer Entfernung von 200 mm vom Auge betrachtet. Die Fig. 192 giebt für beide Augen das in Meridiane eingetheilte Gesichtsfeld wieder, welche sich in dem Fixationspunkte schneiden. Die beiden betrachteten Punkte wurden in jedem Meridian des Gesichtsfeldes so weit verschoben, bis sie nicht mehr von einander unterschieden werden konnten. Die so gefundenen Entfernungen auf den Meridianen sind durch rings geschlossene Linien mit einander verbunden, von denen die ausgezogene sich auf das Auge

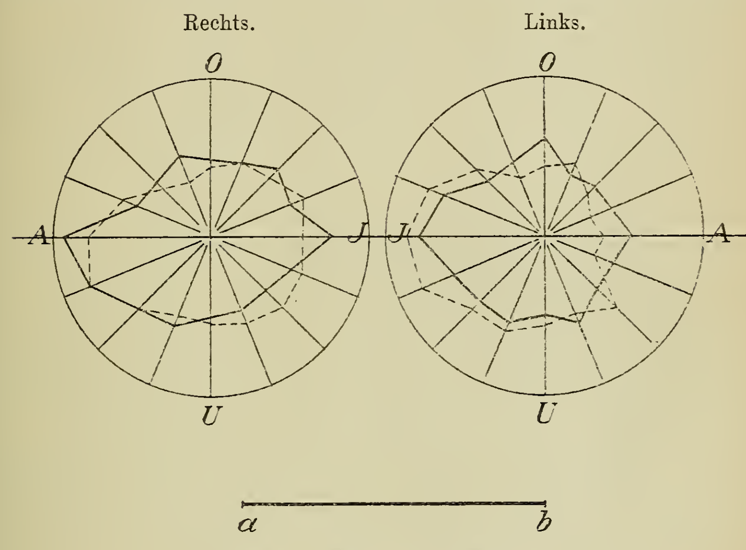


Fig. 192. Perimetrie der Netzhaut.

von Aubert, die punktirte sich auf das von Förster bezieht. Die Lineardimensionen der Figur sind auf $^1/_5$ der wirklichen Dimensionen reducirt; die Linie $a\,b = 40$ mm stellt die auf $^1/_5$ reducirte Entfernung des Gesichtsfeldes vom Auge dar. Es ist für beide Augen die Innen-, Unten-, Oben- und Aussenseite des Gesichtsfeldes mit J, U, O, A angegeben, welche den entgegengesetzten Netzhautseiten entsprechen würden. Man erkennt aus der Figur, dass die Sehschärfe nicht in allen Meridianen der Netzhaut mit der Entfernung von der Macula in gleichem Grade abnimmt. In den Augen beider Beobachter ist für die rechte Seite des Gesichtsfeldes die Sehschärfe eine grössere als für die linke (linkes Auge — Innenseite, rechtes Auge — Aussenseite), d. h. die beiden linken Netzhauthälften besitzen in diesem Falle eine grössere Sehschärfe als die beiden rechten. Auch nach oben hin verhalten sich die Sehschärfen der Netzhäute ungleich. Im Uebrigen kommt es bei diesen Beobachtungen auch auf die Breite der

Objecte an. Dieselben werden cet. par. um so besser unterschieden, je breiter sie sind.

Bei der Untersuchung der Sehschärfe kommt es ferner wesentlich auf die Stärke der Beleuchtung der betrachteten Objecte an. Dies erkennt man am deutlichsten, wenn man eine Anzahl paralleler schwarzer Streifen auf weissem Grunde oder ein Schachbrettmuster von schwarzen und weissen Feldern betrachtet und die Entfernung ausmisst, in welcher die Fläche gleichmässig grau erscheint. Je schwächer die Beleuchtung ist, desto kleiner ist die Entfernung, in welcher die Vermischung von schwarz und weiss eintritt. Die Sehschärfe steigt mit der Stärke der Beleuchtung.

In der ärztlichen Praxis bedient man sich zur Untersuchung der Sehschärfe am besten der von Snellen angegebenen Buchstabenproben verschiedener Grösse und misst bei völliger Correktion des Auges die grössten Entfernungen, in welchen die Buchstaben noch erkannt werden. Die Buchstaben, deren Dicke $1/5$ ihrer Höhe beträgt, können bei mittlerer Sehschärfe unter einem Gesichtswinkel von 5 Bogenminuten erkannt werden. Ist die hierzu gehörige Entfernung einer Sehprobe gleich D, und wird diese von einem zu prüfenden Auge bei einer anderen Entfernung d erkannt, so ist die Sehschärfe $V = \frac{d}{D}$. Die Sehschärfe ist im 10. Lebensjahr = 1,1, im 40. Jahr = 1,0, im 80. = 0,5; sie nimmt mit zunehmendem Alter continuirlich ab.

Es liegt nahe, nach Analogie des Ortssinnes der Haut auch für die Netzhaut sog. „Empfindungskreise“ (s. S. 567) zu construiren. Ein Empfindungskreis der Netzhaut würde ein solcher sein, dessen Durchmesser gleich dem kleinsten Abstand zweier gesondert wahrgenommener Bildpunkte auf der Netzhaut wäre. In der Fovea könnte der Durchmesser eines Empfindungskreises bis zum Durchmesser eines Zapfens herabgehen. In den übrigen Theilen der Macula lutea aber würde ein Empfindungskreis schon eine grössere Zahl an Elementen der Stäbchen- und Zapfenschicht einschliessen, und diese Zahl würde in den peripheren Theilen der Netzhaut nach der Ora serrata hin immer grösser werden. Vielleicht sind es überhaupt nur die Zapfen, welche als Organe des Ortssinnes dienen, während die einen Zapfen umgebenden Stäbchen zwar lichtempfindlich sein mögen, aber eine von dem zugehörigen Zapfen isolirte Leitungsbahn zum Opticus nicht besitzen. Dafür spricht die Thatsache, dass die Zahl der Stäbchen und Zapfen in der menschlichen Netzhaut, ja sogar die der Zapfen allein, viel grösser ist als die Zahl der Opticusfasern.

Nach den unter Leitung von Brücke vorgenommenen Zählungen fand Salzer gegen 3 Millionen Zapfen und nur etwa 1 Million Fasern im Opticus. Es können also auch nicht einmal alle Zapfen eine isolirte Bahn zum Centrum besitzen. Nehmen wir an, dass in der Fovea jedem Zapfen eine isolirte Faser zukommt, so würde sich die Abnahme der Sehschärfe nach der Peripherie hin erstens aus der Abnahme der Zahl der Zapfen und zweitens daraus erklären lassen, dass nach der Peripherie hin eine immer mehr zunehmende Zahl von Zapfen zu einer leitenden Faser gehören. Im Uebrigen ist es sehr wahrscheinlich, dass eine Ausbreitung der Erregungen durch Irradiation in den Centren

des Gesichtssinnes und vielleicht schon in der flächenhaft ausgedehnten Ganglienzellenschicht der Retina stattfindet, so dass sich die Empfindungskreise der Netzhaut in ähnlicher Weise deuten liessen wie die der äusseren Haut (s. S. 568).

Nach den Zählungen von Salzer befinden sich in der Fovea auf 1 qmm 13 200—13 800 Zapfen. Mit dieser Zahl stimmen Beobachtungen von Helmholtz und Hirschmann über die Sehschärfe der Fovea wohl überein, in welchen eine Schaar paralleler Linien betrachtet wurde, ebenso Beobachtungen von Cl. du Bois-Reymond, in denen eine grössere Zahl gleichförmig vertheilter feiner Oeffnungen in einem Stanniolblatt gegen den hellen Himmel betrachtet wurden. Hiernach ist es sehr wahrscheinlich, dass jeder Zapfen der Fovea mit einer isolirten Leitungsfaser versehen ist.

Die Nachbilder und der zeitliche Verlauf der Netzhauterregung. — Aus bekannten Erscheinungen geht hervor, dass die Lichtempfindung nicht momentan mit dem einwirkenden Licht aufhört, sondern dasselbe einen gewissen Zeitraum mit abnehmender Stärke überdauert. Die auf diese Weise entstehenden Gesichtswahrnehmungen nennt man Nachbilder. Wenn man z. B. eine glimmende Kohle in einem Kreise schnell bewegt, so sieht man in Folge der Nachbilder derselben einen feurigen Kreis. Bei der momentanen Beleuchtnng des Gesichtsfeldes durch einen Blitz oder einen elektrischen Funken nehmen wir es noch einen kurzen Zeitraum im Nachbilde wahr. Dasselbe können wir beobachten, wenn wir einen dunklen Schirm vor das Auge halten, dieses gegen ein Fenster oder eine Flamme richten und den Schirm einen kurzen Moment fortziehen. Dann sehen wir den Gegenstand noch einen kleinen Zeitraum im Nachbilde deutlich, nachdem der Schirm das Auge wieder bedeckt hat. Solche Nachbilder, bei denen die hellen Flächen des Gesichtsfeldes hell, die dunklen dunkel erscheinen, nennt man positive, im Gegensatze zu den negativen Nachbildern, bei denen die Helligkeitsverhältnisse sich gegen die des Gesichtsfeldes umkehren. Bei kurz dauernder Einwirkung von mässig hellem Lichte kommen die positiven Nachbildungen am deutlichsten zur Wahrnehmung. Je heller aber das Licht ist, und je länger es auf das Auge wirkt, desto stärker treten die negativen Nachbilder auf. Man beobachtet z. B. leicht ein negatives Nachbild, wenn man das Auge eine Zeitlang auf ein helles Fenster richtet und dann auf eine gleichmässig helle Fläche, eine helle Wand oder eine weisse Papierfläche blickt. In diesem Falle sieht man auf derselben ein Nachbild des Fensters, in welchem die Scheiben dunkel, das Fensterkreuz dagegen hell erscheinen. Oder man betrachte (Fig. 177) das weisse Quadrat auf schwarzem Grunde, indem man den Mittelpunkt desselben $^1/_4$—$^1/_2$ Minute scharf fixirt, und schiebe dann ein weisses Papier davor, so wird man auf demselben ein dunkles Quadrat auf dem hellen Grunde erblicken. Im ersten Moment des Bedeckens blitzt das positive Nachbild auf, das sich aber schnell in das negative verwandelt.

Schon von Newton sind die negativen Nachbilder aus der Ermüdung der Netzhaut erklärt worden. Ist eine begrenzte Netzhautstelle durch das einwirkende Licht ermüdet worden, so wird sie bei einer nachfolgenden gleichmässigen Belichtung der ganzen Netzhaut

nicht so stark erregt als die umgebenden nicht ermüdeten Partien derselben. Diese Differenz der Erregungen in ermüdeten und ausgeruhten Stellen der Netzhaut wird daher als ein negatives Nachbild empfunden. Dasselbe verschwindet allmählig, indem sich die Netzhautstellen von der Ermüdung erholen. Hierauf beruhen auch die farbigen Nachbilder, welche nach Einwirkung farbigen oder sehr starken weissen Lichtes entstehen und bei den Farbenempfindungen (s. d. Cap. B. 2. b) ihre Erklärung finden werden.

Während demnach die positiven Nachbilder auf eine Nachwirkung des Lichtreizes in der Netzhaut zurückzuführen sind, erklären sich die negativen Nachbilder aus einer Ermüdung der Netzhaut bei der Thätigkeit. Dieselbe verhält sich also physiologisch ganz ähnlich wie andere Organe, z. B. der Muskel. Ebenso wie die Contraktion des Muskels den Reiz etwas überdauert, so überdauert auch die Netzhauterregung den Lichtreiz eine kurze Zeit. Die Netzhaut ermüdet ebenso wie der Muskel durch starke oder anhaltende Reizung und erholt sich unter günstigen Bedingungen der Ernährung wieder innerhalb einer gewissen Zeit.

Die positiven Nachbilder erscheinen kurz nach der Einwirkung des Lichtes im möglichst verdunkelten Gesichtsfelde am deutlichsten, die negativen dagegen treten auf einer mässig erleuchteten Fläche am besten hervor. Es können aber bei einiger Uebung und Empfindlichkeit die negativen Nachbilder auch in absolut verdunkeltem Gesichtsfelde gesehen werden. In diesem Falle erklärt sich ihre Entstehung aus dem Eigenlichte der Netzhaut (Helmholtz), da die ermüdeten Netzhautstellen das Eigenlicht nicht so stark empfinden können als die unermüdeten. Bei nicht völliger Verdunklung des Gesichtsfeldes, z. B. wenn man nach Betrachtung eines hellen Fensters die Augen schliesst, treten leicht negative Nachbilder auf, da durch die Augenlider viel Licht hindurchscheint. Es wechseln aber hierbei häufig positive und negative Nachbilder mit einander ab, je nachdem weniger oder mehr Licht in das Auge eindringt. Beim Bedecken der geschlossenen Augen mit der Hand sieht man oft ein positives Nachbild des Fensters, welches sich bei Fortnahme der Hand in ein negatives verwandelt.

Alle Nachbilder sind als subjective Gesichtswahrnehmungen zu betrachten und unterscheiden sich wie diese von den objectiven dadurch, dass sie sich mit den Augenbewegungen im Gesichtsfelde hin- und herbewegen, da die erregte Netzhautstelle während der Augenbewegung immer die gleiche bleibt.

Die Netzhauterregung entsteht nicht momentan in voller Stärke mit dem Beginn der Lichteinwirkung, vielmehr ist zu ihrer Entwicklung eine gewisse Zeit erforderlich. Dies lässt sich schon aus einfachen Beobachtungen folgern. Lassen wir ein helles Licht nur einen kurzen Moment auf das Auge einwirken, so macht es einen schwächeren Eindruck als bei dauernder Beleuchtung. Bedeckt man z. B. das gegen die Sonne gerichtete Auge mit einem schwarzen Papier, und zieht es auf einen kurzen Moment fort, so sieht man die Sonne als Scheibe, ohne geblendet zu werden. Die Netzhaut verhält sich in dieser Beziehung ebenfalls dem Muskel analog. Die Erregung derselben erreicht erst

innerhalb einer gewissen, wenn auch kurzen Zeit nach Beginn des Reizes ihr Maximum. Je stärker das einwirkende Licht ist, desto kürzer ist die Zeit, in der es eine merkbare Wirkung hervorbringt, so dass sehr starkes Licht, wie der Blitz, der elektrische Funke, schon bei momentaner Dauer wahrgenommen wird, während schwaches Licht nicht gesehen wird, wenn die Zeit der Einwirkung zu kurz ist.

Die Dauer des positiven Nachbildes lässt sich durch rotirende Scheiben ermitteln, welche aus schwarzen und weissen Sektoren bestehen. Versetzt man dieselben in Rotation, so vermischen sich bei einer gewissen Geschwindigkeit die schwarzen und weissen Sektoren zu einer gleichmässig grauen Fläche. Bei Tagesbeleuchtung erscheint in diesem Falle ein gleichmässiges Grau, wenn die Netzhaut etwa 25mal in der Secunde von weissem Licht erregt wird, d. h. wenn die Geschwindigkeit der Rotation so gross ist, dass sich die Scheibe in etwa $^1/_{25}$ Secunde um den Winkel eines schwarzen plus weissen Sektors gedreht hat (Plateau, Helmholtz). Ist die Rotation eine langsamere, so tritt ein Flimmern auf, wobei die Erregung eine discontinuirliche ist. Die Verschmelzung der schnell auf einander folgenden Erregungen der Netzhaut zu einer continuirlichen ist dem continuirlichen Tetanus des Muskels bei discontinuirlicher Reizung analog zu setzen. Ist das Intervall der Reizung etwa $^1/_{25}$ Secunde, so hat das Nachbild an Intensität noch nicht merklich abgenommen, wenn der nächste Lichtreiz dieselbe Netzhautstelle trifft, und die Erregung wird daher eine continuirliche. Die Helligkeit der Scheibe ist bei der Rotation so gross, als ob das Licht der weissen Sektoren gleichmässig über die ganze Scheibe vertheilt wäre. Man kann daher ein Grau von derselben Helligkeit erhalten, wenn man z. B. statt acht weisser und acht schwarzer Sektoren je vier solche von doppelter Winkelgrösse oder je zwei von vierfacher Winkelgrösse auf derselben Scheibe anbringt, oder endlich die ganze Scheibe in eine schwarze und weisse Hälfte theilt. Nur muss man hierbei, um ein gleichmässiges Grau zu erhalten, die Geschwindigkeit der Drehung um so mehr erhöhen, je weniger Sektoren auf der Scheibe vorhanden sind, damit jedesmal eine Periode der Reizung $^1/_{25}$ Secunde dauert. Besteht die Scheibe nur aus einer schwarzen und einer weissen Hälfte, so muss sie 25 Umdrehungen in der Secunde machen. Diese von Talbot festgestellten Thatsachen führen zu einem Gesetze, welches sich nach der Formulirung von Helmholtz folgendermaassen aussprechen lässt: „Wenn eine Stelle der Netzhaut von periodisch veränderlichem und regelmässig in derselben Weise wiederkehrendem Lichte getroffen wird, und die Dauer der Periode hinreichend kurz ($^1/_{25}''$) ist, so entsteht ein continuirlicher Eindruck, der dem gleich ist, welcher entstehen würde, wenn das während einer jeden Periode eintreffende Licht gleichmässig über die ganze Dauer der Periode vertheilt würde.“

Es ist von Brücke beobachtet worden, dass die Stärke des Lichteindruckes, welchen rotirende Scheiben mit schwarzen und weissen Sektoren hervorbringen, ein Maximum erreicht, bevor die Sektoren sich zu einem gleichmässigen Grau mischen, wenn der Lichtreiz etwa 18mal in der Secunde wechselt. In diesem Falle erhält man den Eindruck des Flimmerns oder Flackerns, welcher dem Auge unangenehm ist. Brücke erklärt dies daraus, dass bei dieser Periode der Reizung

die Erregung bei jedem Reize fast zu ihrem Maximum aufsteigt und in dem Intervall fast zu Null absinkt, so dass sie im Ganzen eine stärkere ist als bei continuirlicher Beleuchtung. Die Netzhaut wird in diesem Falle stärker ermüdet als durch schnellere Lichtreize, ebenso wie auch der Muskel durch schnell auf einander folgende Zuckungen stärker ermüdet wird als durch einen gleichförmigen Tetanus. Wahrscheinlich beruht auf einem ähnlichen Vorgang auch die unangenehme Empfindung, welche ein flackerndes Licht dem Auge verursacht.

Der zeitliche Verlauf der Netzhauterregung würde sich nach den angeführten Thatsachen durch eine Curve (Fig. 193) ausdrücken lassen, welche in dem Momente o des beginnenden Lichtreizes zuerst steil ansteigt, dann mit abnehmender Steilheit zu einem Maximum m, m_1 und m_2 aufsteigt und von diesem allmählig durch eintretende Ermüdung in einer Curve mn zu einem constant bleibenden Ordinatenwerthe absinkt. Exner hat nach einer von Helmholtz angegebenen Methode die Zeiten gemessen, in welchen bei verschiedener Lichtstärke das Maximum der Erregung erreicht wird. Er fand für eine weisse Fläche bei mittlerer Tageshelle einen Werth von $^1/_5$ Secunde. Je

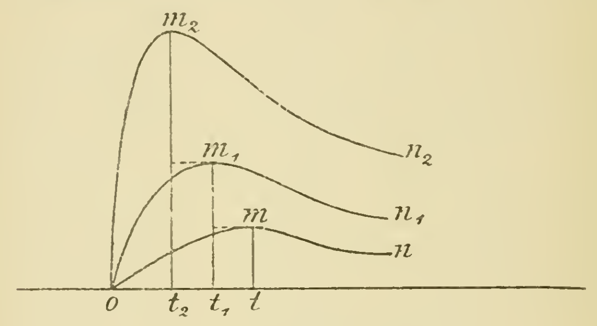


Fig. 193. Curve der Netzhauterregung.

grösser die Lichtstärken sind, um so kleiner sind die Zeiten, in denen die Netzhauterregung zu ihrem Maximum ansteigt. Wenn die Lichtstärken m, m_1 und m_2 in geometrischer Progression wachsen, so nehmen die genannten Zeiten ot, ot_1 und ot_2 in arithmetischer Progression ab. Dies ist in Fig. 193 in den Curven omn, om_1n_1 und om_2n_2 ausgedrückt, in denen die Erregungsmaxima den Lichtstärken proportional angenommen sind (was in Wirklichkeit nicht zutrifft).

Die Stärke der Netzhauterregung. — Die Stärke der Netzhauterregung wächst in einem gewissen Verhältniss mit der Intensität des einfallenden Lichtes. Es giebt für die Lichtempfindung eine untere Grenze, eine „Schwelle" des Reizes, wie für alle anderen Sinnesempfindungen, und ebenso eine obere Grenze, über welche dieselbe bei weiterer Verstärkung der Lichtintensität nicht hinausgeht. Es tritt alsdann Blendung der Netzhaut ein.

In der Optik setzt man die Intensität des objectiven Lichtes gleich dem Quadrat der grössten Geschwindigkeit der schwingenden Aetherteilchen. Mit Hilfe der Photometer kann man die Intensität zweier Lichtquellen mit einander vergleichen, wenn es sich dabei um weisses oder gleichfarbiges Licht handelt, indem man mit dem Auge

beurtheilt, in welchen Entfernungen sie gleich stark leuchten. Aber das Auge ist nicht im Stande, die Lichtstärken unmittelbar zu messen, ebensowenig wie man die Schwere von Gewichten mit dem Druck- und Muskelsinn ermitteln kann. Dagegen können wir mit dem Auge geringe Unterschiede der Helligkeit wahrnehmen und auf diese Weise bis zu einer gewissen Grenze beurtheilen, ob eine Lichtquelle heller als die andere ist.

Um das Unterscheidungsvermögen der Netzhaut für Helligkeiten zu messen, kann man sich mehrfacher Methoden bedienen. Fechner bediente sich der photometrischen Methode, indem er den Schatten eines Stabes von zwei Lichtflammen auf eine weisse Tafel entwarf und die eine so weit entfernte, dass der von ihr entworfene Schatten nicht mehr gesehen wurde. Er fand an mehreren Personen, dass $^1/_{64}$—$^1/_{100}$ und unter Umständen noch $^1/_{131}$ der Lichtstärke unterschieden werden konnte. Masson verwendete rotirende weisse Scheiben, auf denen kurze und schmale schwarze Sektoren angebracht wurden. Es wurde der kleinste schwarze Sektor bestimmt, der bei der Rotation die Helligkeit der Scheibe in dem ihm zugehörigen Ringe merklich veringerte. Er fand hierbei, dass Unterschiede von $^1/_{50}$ bis $^1/_{120}$ der Helligkeit erkannt wurden. Helmholtz konnte nach derselben Methode bei heller Tagesbeleuchtung etwa $^1/_{150}$ der Helligkeit noch unterscheiden.

Nach Fechner ist das Weber'sche Gesetz der Empfindung, nach welchem die kleinsten merkbaren Unterschiede der Reizstärken diesen selbst proportional sind (s. S. 562), auch für die Lichtempfindung innerhalb gewisser Grenzen gültig. Merkbare Abweichungen davon treten aber an der unteren und oberen Grenze der Lichtstärken ein, sobald sich die Lichtempfindung der Schwelle und ihrem Maximum nähert (Helmholtz).

Man hat behauptet, dass eine Irradiation der Erregungen über die Grenze der beleuchteten Fläche auf der Netzhaut stattfinde. Plateau glaubte eine solche durch die an den Figuren 177 u. 178 beobachteten Erscheinungen erwiesen zu haben. Von H. Welcker ist aber gezeigt worden, dass dieselben im Wesentlichen auf mangelhafter Accommodation des Auges beruhen. Einige Beobachter behaupten indess, dass auch bei der schärfsten Accommodation das weisse Quadrat auf schwarzem Grunde grösser erscheine als das schwarze auf weissem Grunde. Aber selbst wenn das Auge durch Gläser möglichst scharf corrigirt ist, können durch die Mängel des optischen Systems, durch die sphärische Aberration und die Chromasie des Auges, noch Zerstreuungskreise von merklichem Einfluss übrig bleiben. Es ist daher fraglich, ob eine Irradiation der Erregung von einem erregten Netzhautelement auf die benachbarten in einer gewissen Ausdehnung stattfindet. Ebensowenig beweisend für eine Irradiation in der Netzhaut erscheint die Beobachtung von Volkmann, dass ein vor einer Lichtflamme ausgespannter Draht an dieser Stelle nicht gesehen wird. In diesem Falle kann sehr wohl die Zerstreuung und Reflexion der Lichtstrahlen in der Retina so stark sein, dass eine Unterscheidung der Helligkeiten bei der geringen Breite des Drahtes nicht mehr möglich ist.

b) Die Qualitäten der Lichtempfindung — Farbenempfindung.

Das weisse Licht kann in eine Reihe von farbigen Strahlen zerlegt werden, welche auf das Auge einen verschiedenartigen Eindruck machen und sich dadurch vom weissen Lichte unterscheiden. Das weisse und das farbige Licht erzeugen daher verschiedenartige Qualitäten der Lichtempfindung. Diese Empfindungen bezeichnen wir kurz mit der des „Weiss" oder mit der irgend einer „Farbe".

Die Farben. — Die durch ein Prisma aus dem weissen Licht erzeugten, in einem Spektrum enthaltenen Farben sind bekanntlich der Reihenfolge nach: Roth, Orange, Gelb, Grün, Blau, Indigo, Violett. Sie unterscheiden sich physikalisch durch die Schwingungsdauer und Länge der Lichtwellen; vom rothen nach dem violetten Ende des Spektrums nimmt die Schwingungsdauer und Wellenlänge continuirlich ab. Während im mittleren Roth die Zahl der Schwingungen in der Secunde 437 Billionen beträgt, wächst diese im mittleren Violett auf 728 Billionen. An seinen Enden geht das Spektrum allmählig in Dunkelheit über, doch hat Helmholtz gezeigt, dass das Ultraviolett bei Ausschluss allen zerstreuten Lichtes als ein schwaches Silbergrau empfunden wird.

Die Qualität der verschiedenen Farbenempfindungen hängt daher von der Schwingungsdauer der Lichtwellen ab. Von Lichtwellen, welche eine grössere Schwingungsdauer haben als die des äussersten Roth, wird die Netzhaut nicht mehr erregt, obgleich dieselben sich durch ihre Wärmewirkungen bemerkbar machen. Die Qualität der Farbenempfindung ändert sich vom Roth bis zum Violett continuirlich mit der Abnahme der Schwingungsdauer, so dass die obengenannten Farben des Spektrums allmählig in einander übergehen. Lichtwellen, welche eine kleinere Schwingungsdauer haben, als die des violetten Lichtes, wirken nur schwach erregend auf die Netzhaut ein, obgleich sie bekanntlich starke photochemische Wirkungen auf Jod- und Chlorsilber und andere Körper ausüben. Die Netzhaut kann daher nur durch Aetherwellen erregt werden, deren Schwingungsdauer innerhalb gewisser Grenzen liegt, die durch das sichtbare Spektrum angegeben werden.

An einer jeden Farbe unterscheiden wir erstens ihre Helligkeit und zweitens ihre Sättigung. Die Helligkeit einer Farbe hängt wie beim weissen Lichte von der Intensität der Lichtschwingungen ab. Die Sättigung einer Farbe hängt von der Menge des weissen Lichtes ab, welches der Farbe beigemischt ist. Die Farben eines reinen Spektrums sind vollkommen gesättigte Farben, wenn alles weisse Licht ausgeschlossen ist, so dass jeder kleine Abschnitt des Spektrums aus monochromatischem Lichte von nahezu derselben Wellenlänge besteht. Je mehr weisses Licht dem farbigen Lichte beigemengt ist, desto geringer erscheint die Sättigung der Farbe.

Ausser der Empfindung Weiss und der einer Farbe unterscheiden wir die Empfindung „Schwarz". Dieselbe entsteht, wenn die Netzhaut sich im Zustande der Ruhe befindet. Die einzelnen Abschnitte der Netzhaut empfinden daher Schwarz, wenn kein oder nur sehr wenig Licht auf dieselben auffällt. Bei abnehmender Helligkeit geht das Weiss durch Grau in Schwarz über.

Mischung des Lichtes. — Durch Vermischung der vollkommen gesättigten Farben mit einander entstehen die Mischfarben. Ferner kann durch geeignete Mischung gesättigter Farben weisses Licht erzeugt werden. Alle in der Natur vorkommenden Farbenverschiedenheiten können schliesslich durch Mischung gesättigter Farben, durch einen verschiedenen Grad der Sättigung und Helligkeit derselben hervorgebracht werden.

Die Mischung der Farben kann nach verschiedenen Methoden vorgenommen werden. Am zuverlässigsten ist die Mischung der reinen Spektralfarben nach Helmholtz. Zu diesem Zwecke wird das Spektrum auf einem schwarzen Schirm aufgefangen, in welchem sich zwei verstellbare enge Spalte befinden, so dass jeder Spalt einen farbigen Strahl hindurchtreten lässt. Diese Strahlen werden durch eine Convexlinse auf einem weissen Papierschirm vereinigt.

Eine weniger genaue Methode der Farbenmischung besteht darin, das von farbigen Flächen reflectirte Licht zu vereinigen, bevor es in das Auge gelangt. Dies geschieht, wie Fig. 194 zeigt, nach Helmholtz am einfachsten, wenn man ein farbiges Papier *b* durch die Glasplatte *a* betrachtet und ein anderes farbiges Papier *c* so anbringt, dass es im reflectirten Strahl gesehen wird. Diese Methode ist desshalb weniger zuverlässig, weil die Pigmentfarben niemals reine monochromatische sind, sondern schon mehr oder weniger mit anderen Farben oder mit Weiss gemischt.

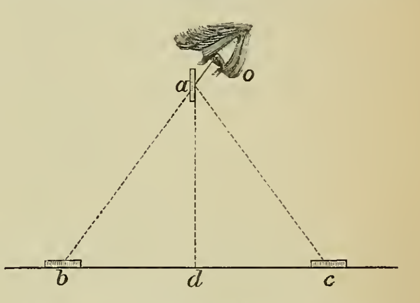


Fig. 194. Farbenmischung durch Reflexion.

In den beiden eben genannten Methoden der Mischung wird das objective Licht gemischt, bevor es in das Auge gelangt. Man kann sie daher als „objective Lichtmischung" bezeichnen. Es giebt nun eine dritte Methode der Lichtmischung, welche darin besteht, dass die verschiedenen Lichter so schnell hinter einander auf die Netzhaut einwirken, dass sich in Folge der Nachbilder die einzelnen Eindrücke zu einem gemeinsamen vereinigen. In diesem Falle wird nicht das objective Licht gemischt, sondern es findet eine Mischung der Lichtempfindungen statt; daher kann man sie die „subjective Lichtmischung" nennen. Am einfachsten wird diese Methode durch Anwendung des Farbenkreisels ausgeführt, welcher aus Scheiben mit farbigen Sectoren besteht, die in schnelle Rotation versetzt werden. Auch kann man Spektralfarben durch schnelles Hin- und Herbewegen des Prismas oder Anwendung von schwingenden Spiegeln nach dieser Methode vereinigen.

Gänzlich zu verwerfen ist für diesen Zweck, wie schon Newton gelehrt hat, die Mischung der Pigmentfarben mit einander, wie es in der Malerei geschieht. In diesem Falle erhält man nicht eine Summation der Farben, sondern eine sog. Differenzfarbe, nämlich diejenige, welche von beiden Farbstoffen nicht absorbirt wird. Legt man z. B. ein blaues und gelbes Glas über einander, so erscheinen sie im durchfallenden Licht dunkelgrün, weil sie beide etwas Grün durchlassen, während das gelbe Glas die meisten blauen und violetten, das blaue Glas die meisten

gelben und rothen Strahlen absorbirt. Man erhält also keine Mischung von Blau und Gelb, gleichgültig von welcher Seite man hindurchsieht. Das durchgelassene Licht ist vielmehr die Differenzfarbe, welche übrig bleibt, wenn man vom auffallenden weissen Licht alle Strahlen abzieht, welche von den beiden Gläsern absorbirt werden. Ganz ähnlich verhält es sich beim Vermischen der Malerfarben, da die über einander liegenden Farbstoffpartikelchen nur die Differenzfarbe durchlassen, welche aus den tieferen Schichten oder von dem hellen Grunde reflectirt wird.

Die nach den obigen Methoden erhaltenen Resultate der Farbenmischung sind nun folgende:

1. Die Mischung aller Spektralfarben in demselben Mengenverhältniss, in welchem sie im weissen Lichte enthalten sind, erzeugt wiederum ein Weiss. Dies beobachtet man am besten, wenn man alle Strahlen des Spektrums durch eine Convexlinse wieder vereinigt. Auch mit Hilfe des Farbenkreisels erhält man ein Grau, d. h. ein lichtschwaches Weiss, wenn die Farben des Spektrums auf den Sectoren möglichst gut wiedergegeben sind.

2. Bei der Vermischung je zweier Spektralfarben findet man solche Farbenpaare, welche zusammen ebenfalls „Weiss“ geben. Diese Farbenpaare nennt man complementäre.

Solche complementären Farbenpaare sind nach den Versuchen von Helmholtz folgende:

Roth — Grünblau
Orange — Cyanblau
Gelb — Indigblau
Grüngelb — Violett.

Geht man in diesen Versuchen vom rothen Ende des Spektrums aus, so liegt die zugehörige complementäre Farbe für Roth jenseits des reinen spektralen Grün im Grünblau. Zwischen Roth und Grüngelb findet man jenseits des Grünblau eine entsprechende complementäre Farbe vor, welche um so weiter nach dem Violett hinrückt, je mehr die erste Farbe sich dem Grüngelb nähert.

3. Für das reine spektrale Grün giebt es keine einfache complementäre Farbe im Spektrum; vielmehr ist die zum Grün complementäre Farbe eine Mischung aus den an den Enden des Spektrums liegenden Farben Roth und Violett. Die aus Roth und Violett gemischte Farbe ist: Purpur.

Die drei einfachen Farben Roth, Grün und Violett geben zusammen im richtigen Verhältniss gemischt ein vollkommenes Weiss.

4. Die Methoden der objectiven Farbenmischung geben in allen Fällen dieselben Resultate wie die der subjectiven Farbenmischung. Bringt man auf einem Farbenkreisel z. B. einen gelben Sector und einen Sector von indigblauer Farbe an, so entsteht bei der Rotation ein Grau, wenn die Grösse der Sectoren passend ausgewählt ist und die Farben mit den Spektralfarben nahezu übereinstimmen.

Young-Helmholtz'sche Theorie der Farbenempfindung. — Aus der Uebereinstimmung der Resultate, welche man bei der objectiven und subjectiven Farbenmischung erhält, geht hervor, dass die Empfindung der Mischfarbe, also auch des Weiss, aus der Combination derjenigen Erregungsprocesse entsteht, welche durch die

einzelnen einfachen Farben hervorgerufen werden. Wenn z. B. durch die schnell hinter einander folgenden Farben Roth, Grün und Violett die Empfindung Weiss erzeugt wird, so kann dies nur dadurch geschehen, dass die durch die einzelnen Farben entstehenden Erregungen sich zu einer gemeinsamen zusammensetzen, da objectives weisses Licht in diesem Falle gar nicht auf die Netzhaut einwirkt. Daraus darf man aber folgern, dass wenn die Netzhaut durch weisses Licht erregt wird, die Empfindung Weiss sich ebenfalls aus einer Anzahl von einfachen Farbenempfindungen zusammensetzt. Auf dieser Ueberlegung beruht die von dem Physiker Thomas Young aufgestellte Farbentheorie, welche von Helmholtz weiter ausgebildet worden ist. Diese Theorie nimmt drei Grundfarben an, denen drei einfache Farbenempfindungen entsprechen und aus deren Combination sowohl das Weiss als auch jede Mischfarbe erzeugt werden kann. Helmholtz wählt zu diesen drei Grundfarben das Roth, Grün und Violett aus, weil man aus diesen nicht nur ein vollkommenes Weiss, sondern auch jede andere Farbe des Spektrums durch passende Mischung herstellen kann. Durch Mischung von Roth und Grün lassen sich die zwischen ihnen liegenden Farben Orange, Gelb und durch Mischung von Grün und Violett das dazwischen liegende Blau herstellen. Die beiden an den Enden des Spektrums liegenden Farben Roth und Violett lassen sich aber nicht durch Mischung anderer Spektralfarben erzeugen; folglich sind sie als Grundfarben anzusehen. Zu diesen tritt als dritte Grundfarbe das Grün hinzu, da es mit ihnen gemischt Weiss giebt. Zwei einfache Farben des Spektrums hingegen genügen nicht als Grundfarben, da man aus ihnen durch Mischung nicht alle im Spektrum enthaltenen Farben erhalten kann. Man muss daher mindestens drei Grundfarben aus dem Spektrum auswählen.

Die Young-Helmholtz'sche Theorie der Farbenempfindung macht ferner die Annahme, dass jedes Netzhautelement mit drei farbenempfindlichen Nervenfasern ausgestattet ist, welche den angenommenen drei Grundfarben entsprechen. Die eine dieser drei Faserarten wird in dem Netzhautelement am stärksten durch rothes, die zweite am stärksten durch grünes, die dritte am stärksten durch violettes Licht gereizt. Eine solche Annahme stimmt mit der Lehre von der specifischen Energie der Nerven und von der Identität der Nervenerregung (s. S. 471) sehr wohl überein. Nach dieser Lehre können nicht durch ein und dieselbe Nervenfaser verschiedene Qualitäten der Empfindung in den Centren ausgelöst werden, vielmehr ruft eine Faser, mag sie durch einen beliebigen Reiz erregt sein, immer ein und dieselbe specifische Wirkung hervor. Wäre also ein Netzhautelement nur durch eine Nervenfaser mit dem Centrum verbunden, so müsste sowohl weisses Licht wie Licht von verschiedener Farbe eine Empfindung gleicher Qualität zur Folge haben. Es ist ferner nicht denkbar, dass in einer Nervenfaser durch Licht von verschiedener Schwingungsdauer Erregungsprocesse verschiedener Art hervorgebracht werden, da die Schwingungen des Lichtäthers so ausserordentlich schnell sind, dass eine gleich schnelle Schwingung der Nervenmoleküle nicht möglich ist, und da auch durch Reize ganz anderer Art, durch mechanische und elektrische, dieselben Empfindungen ausgelöst werden können, wie durch das auf die Netzhaut einwirkende Licht. Es kann daher der Erregungsprocess

in den Fasern des N. opticus weder in seiner Qualität noch etwa in seinem Rhythmus irgend ein Zeichen an sich tragen, durch welches dem Centrum die Unterscheidung zwischen den verschiedenen Lichtarten möglich gemacht würde. Folglich bleibt nach der Lehre von der specifischen Energie und der Identität der Nerven keine andere Annahme übrig, als die verschiedener Nervenfasern, deren Endapparate in demselben Netzhautelemente durch Licht verschiedener Schwingungsdauer gereizt werden.

Von Helmholtz ist diese Theorie durch folgende Darstellung erläutert worden. Es wird angenommen, dass die rothempfindlichen Fasern am stärksten durch rothes Licht, schwächer durch grünes und am schwächsten durch violettes Licht erregt würden, dass die grünempfindlichen Fasern am stärksten durch grünes und sehr schwach durch rothes und violettes Licht, und dass die violettempfindlichen Fasern am stärksten durch violettes Licht, schwächer durch grünes und am schwächsten durch rothes Licht erregt würden. Fig. 195

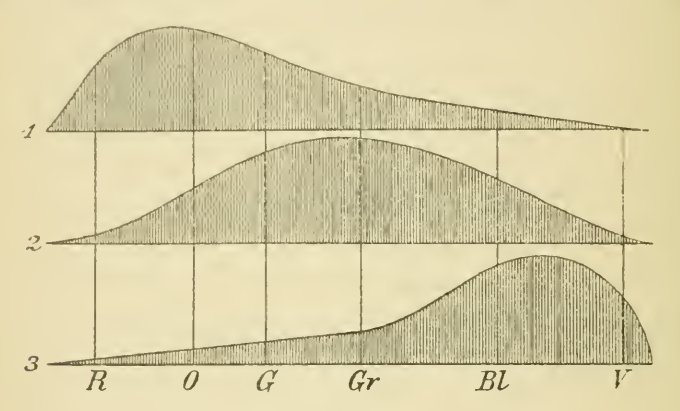


Fig. 195. Young-Helmholtz'sche Theorie der Farbenempfindung.

giebt die Stärke der Erregung dieser drei Faserarten durch alle Farben des Spektrums in Curven an. Die Abscisse der Curven bedeutet das Spektrum in seiner ganzen Ausdehnung vom Roth *R* bis zum Violett *V*. Die Ordinaten der Curve *1* geben an, wie stark die rothempfindlichen Fasern durch die einzelnen Farben des Spektrums erregt werden. Ebenso geben die Ordinaten der Curve *2* die Stärke der Erregung für die grünempfindlichen, und die der Curve *3* für die violettempfindlichen Fasern durch alle Farben des Spektrums an.

Das einfache Roth erregt stark die rothempfindlichen, schwach die beiden anderen Faserarten; Empfindung: roth.

Das einfache Gelb erregt mässig stark die roth- und grün-, schwach die violettempfindlichen Faserarten: Empfindung: gelb.

Das einfache Grün erregt stark die grünempfindlichen, viel schwächer die beiden anderen Faserarten; Empfindung: grün.

Das einfache Blau erregt mässig stark die grün- und violett-, schwach die rothempfindlichen Faserarten; Empfindung: blau.

Das einfache Violett erregt stark die violettempfindlichen, schwach die anderen Faserarten; Empfindung: violett.

Eine Erregung aller Faserarten von ziemlich gleicher Stärke giebt die Empfindung von Weiss.

Aus dieser Theorie lassen sich eine grosse Reihe von Erscheinungen der Farbenwahrnehmung zur Genüge erklären. Je näher die Farben des Spektrums einander liegen, desto ähnlicher erscheinen unserem Auge ihre Qualitäten; je weiter sie von einander abstehen, desto unähnlicher erscheinen sie uns. Das Orange scheint uns dem Roth und dem Gelb verwandt zu sein, während das Roth und Grün keine Aehnlichkeit mehr mit einander zeigen. Ebenso steht das Blau dem Grün und Violett in seiner Qualität nahe, während es mit dem Gelb keine Verwandtschaft zu haben scheint. Man könnte gegen die Annahme der drei Grundfarben Roth, Grün, Violett einwenden, dass ebenso wie diese Gelb und Blau dem unbefangenen Auge als einfache Farbenqualität erscheinen. Aber man hat Roth und Violett, wie schon angegeben, desshalb als Grundfarbe gewählt, weil sie an den Enden des Spektrums liegen, woraus sich Grün als dritte ihnen complementäre Grundfarbe ergab. Brücke sieht als einen Beweis für die Richtigkeit dieser drei Grundfarben die Beobachtung an, dass wenn man den Spalt des Spektralapparates sehr verengt, in dem Spektrum nur diese drei Farben übrig bleiben, während das zwischen ihnen befindliche Gelb und Blau fast ganz verschwindet. Denkt man sich in Fig. 195 die Curven *1*, *2*, *3* immer kleiner werdend, so würden in der That nur die Maxima der Erregungen für jede Faserart in dem Spektrum übrig bleiben. Wirkt hingegen sehr intensives einfarbiges Licht auf die Netzhaut ein, so verschwindet mehr und mehr die Farbe desselben in der Wahrnehmung und geht allmählig in Weiss über. Daraus folgt, dass jede Grundfarbe nicht nur die ihr entsprechende Faserart erregt, sondern auch in schwächerem Grade die anderen Faserarten, so dass, wenn die Intensität des Lichts und die Erregung der letzteren eine sehr grosse ist, sich die Empfindung dem Weiss nähert.

Die Mischung der oben genannten complementären Farben ergiebt nach der Theorie aus folgenden Gründen „Weiss“. Wählt man z. B. aus dem Roth des Spektrums eine gewisse Lichtmenge aus, so möge der Erregung der rothempfindlichen Fasern die Ordinate der Curve *1* bei *R* in Fig. 195 gleich sein. Nimmt man nun aus dem Grünblau eine solche Lichtmenge hinzu, welche mit dem gewählten Roth Weiss giebt, so möge eine zwischen *Gr* und *Bl* liegende Ordinate die hierzu gehörigen Erregungen der farbenempfindlichen Fasern darstellen. Man ersieht, dass die Ordinaten der Erregungen der Curven *2* und *3* für die grün- und violettempfindlichen Fasern an dieser Stelle bei passender Lichtstärke mit der gewählten Ordinate für Roth ein Weiss geben würden. Durch eine ähnliche Construction kann man sich aus der Fig. 195 für alle complementären Farbenpaare die Entstehung der Empfindung Weiss ableiten.

Die Mischung zweier Farben des Spektrums, welche einander näher liegen als die complementären, giebt eine zwischen ihnen liegende Farbe, welche um so weniger gesättigt, d. h. mit desto mehr Weiss gemischt ist, je näher die Farben einem complementären Paare sind. Mischt man hingegen zwei Farben des Spektrums, welche weiter von einander entfernt sind als die complementären Farben, so nähert sich die Mischfarbe dem Purpur. Helmholtz hat die Resultate der

Mischungen von Spektralfarben in folgender Tabelle zusammengestellt. In der ersten senkrechten Columne sind die Spektralfarben von Roth zum Cyanblau von oben nach unten und in der ersten horizontalen Columne die Farben vom Violett bis zum Gelb von links nach rechts eingetragen. Die Mischfarbe je zweier Spektralfarben findet man an der Stelle, wo sich die horizontalen und senkrechten Columnen der Componenten schneiden; dk. bedeutet dunkel, wss. weisslich.

	Violett	Indigblau	Cyanblau	Blaugrün	Grün	Grüngelb	Gelb
Roth	Purpur	dk. Rosa	wss. Rosa	Weiss	wss. Gelb	Goldgelb	Orange
Orange	dk. Rosa	wss. Rosa	Weiss	wss. Gelb	Gelb	Gelb	
Gelb	wss. Rosa	Weiss	wss. Grün	wss. Grün	Grüngelb		
Grüngelb	Weiss	wss. Grün	wss. Grün	Grün			
Grün	wss. Blau	Wasserblau	Blaugrün				
Blaugrün	Wasserblau	Wasserblau					
Cyanblau	Indigblau						

Die Mischung der Farben mit Hilfe des Farbenkreisels giebt zwar wegen der Unreinheit der Pigmentfarben keine so entscheidenden Resultate wie die der Spektralfarben, doch bedient man sich ihrer am besten zu praktischen Zwecken, um die Farbenwahrnehmung zu untersuchen. Man bringt nach Maxwell auf der Scheibe veränderliche Sectoren von drei passend gewählten Farben, am besten von Roth, Grüngelb und Blau (reines Grün und Violett ist nicht herzustellen) (Fig. 196) an, und setzt eine kleinere aus einem veränderlichen schwarzen und weissen Sector bestehende Scheibe auf, so dass bei der Rotation sich im inneren Kreise Schwarz und Weiss, im äusseren die drei Farben vermischen. Es wird nun die Grösse der Sectoren so lange verändert, bis Innen und Aussen bei der Rotation ein Grau von demselben Tone und derselben Helligkeit entsteht. Alsdann kann man aus den Winkelgrössen der Sectoren die Farbengleichung aufstellen: $W + S = R + Gr + Bl$, worin die Buchstaben den Winkelgrössen der entsprechenden Sectoren gleich sind. Man findet auf diese Weise, dass die Augen verschiedener Individuen sich in der Farbenwahrnehmung nicht gleich verhalten und kann hierdurch leicht grössere Abweichungen von der Norm erkennen. Man findet z. B., wie Fig. 196 ergiebt, ungefähr:

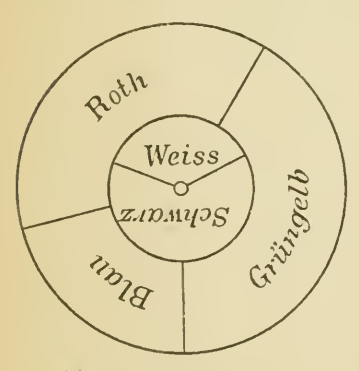


Fig. 196. Farbengleichung.

230° Schwarz + 130° Weiss = 135° Roth + 75° Blau + 150° Grüngelb.

Hering'sche Theorie. — Die von E. Hering aufgestellte Theorie der Farbenempfindung nimmt drei verschiedene Sehsinn-

substanzen an, von denen es unentschieden bleibt, wo sie im Sehnervenapparat ihren Sitz haben. Die eine ist dazu bestimmt, um Weiss und Schwarz zu empfinden und wird dementsprechend die „schwarzweisse Substanz" genannt. Für die Farbenwahrnehmung wählt Hering zwei complementäre Farbenpaare aus und nimmt an, dass die „rothgrüne Substanz" das Roth und Grün, die „blaugelbe Substanz" das Blau und Gelb empfinde. Die Empfindung „Weiss" kommt nach Hering durch eine Dissimilirung der schwarzweissen Substanz zu Stande; dagegen entsteht die Empfindung des „Schwarz" dadurch, dass in der Ruhe eine Assimilirung der schwarzweissen Substanz stattfindet. Es wird ferner angenommen, dass in den farbenempfindlichen Substanzen die Empfindung der einen Farbe durch Dissimilirung, die der complementären durch Assimilirung hervorgerufen werde, wobei es unentschieden bleibt, welche von beiden complementären Farben die Dissimilirung oder Assimilirung bewirkt. Um die Entstehung des Weiss aus den complementären Farben zu erklären, fügt Hering noch die weitere Annahme hinzu, dass jede Farbe auch zugleich die schwarzweisse Substanz in gewissem Grade miterrege, d. h. eine Dissimilirung derselben herbeiführe. Wirken nun die complementären Farben in gleicher Stärke dissimilirend und assimilirend auf ihre entsprechende Substanz ein, so heben sich die Farbenempfindungen gegenseitig auf, und es bleibt nur die Empfindung Weiss übrig.

Die Hering'sche Theorie steht mit der Lehre von der specifischen Energie der Nerven und der Identität der Nervenerregung im Widerspruch.

Farbenempfindlichkeit der Netzhaut. Farbenblindheit. — Die Netzhaut ist nicht an allen Stellen für Farben gleich empfindlich. Am schärfsten werden die Farben wie alle Gesichtsempfindungen mit der Fovea centralis und innerhalb der Macula lutea erkannt. Aus diesem Grunde muss man die Zapfen als besonders farbenempfindliche Elemente betrachten. Nach der Peripherie der Netzhaut hin nimmt das Vermögen, die Farben zu erkennen und von einander zu unterscheiden, erheblich ab. Der äusserste Rand der Netzhaut, die Ora serrata, namentlich an der lateralen Seite, ist vollständig farbenblind. Ein blaues Papier erscheint hellgrau, ein rothes ganz schwarz, und auch die übrigen Farben erscheinen mehr oder weniger als Grau (Helmholtz). Wendet man das Auge stark nach Aussen und schiebt von der Nasenseite her einen rothen Gegenstand (z. B. eine senkrecht gehaltene Siegellackstange) in das Gesichtsfeld vor, so erscheint sie zuerst ganz schwarz; dann wird sie erst gelb, bevor bei weiterem Vorschieben die rothe Farbe auftritt. Auch ein grünes Papier erscheint an der äussersten Peripherie erst grau, wird dann beim weiteren Vorbewegen gelb, bevor das Grün auftritt. Purpur geht an der Peripherie des Gesichtsfeldes in Blau über, weil die Empfindung des Roth daselbst früher aufhört als die des Blau.

Ein solcher Zustand der Farbenblindheit kommt bei vielen Individuen über die ganze Netzhaut verbreitet vor. Am häufigsten ist die sog. Rothblindheit, deren es verschiedene Grade giebt. Die vollständig Rothblinden verwechseln das Roth mit Dunkelgrün (olivengrün), das Goldgelb mit Gelb, das Rosaroth mit Blau. In dem Spektrum erkennen sie nur zwei Farben, welche sie Gelb und Blau nennen. Das

äusserste Roth empfinden sie nicht, wenn es nicht sehr lichtstark ist. Das Roth bis Grün des Spektrums nennen sie Gelb, das Grünblau erscheint ihnen hellgrau und der übrige Theil blau. Im Uebrigen bezeichnen die Farbenblinden die Farben der ihnen bekannten Gegenstände mit denselben Namen wie die Normalsehenden, so dass der Mangel der Wahrnehmung nur gelegentlich oder bei directer Untersuchung zum Vorschein kommt.

Die Young-Helmholtz'sche Theorie erklärt die Farbenblindheit aus dem Fehlen oder der Unempfindlichkeit einer Art farbenempfindlicher Elemente der Netzhaut. Fehlen z. B. die rothempfindlichen Fasern der Netzhaut, so entsteht vollkommene Rothblindheit. Bei der Annahme von drei Grundfarben für das normale Auge kann man dasselbe ein „trichromatisches" nennen, während das Auge des Rothblinden demnach ein „dichromatisches" sein würde (Helmholtz). Die Empfindung Weiss würde beim Rothblinden aus einer Combination der Erregungen der grün- und violettempfindlichen Fasern hervorgehen. Construirt man sich hiernach für den Rothblinden die Curve der Erregungen der beiden Faserarten über das Spektrum als Abscisse (Fig. 197), so sieht man, dass an der Stelle *R*, wo das normale Auge Roth sieht,

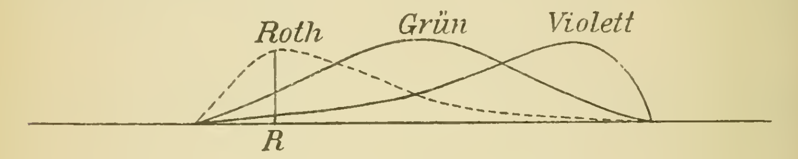


Fig. 197. Rothblindheit.

nur eine schwache Erregung der grünempfindlichen Elemente vorhanden ist. Daher wird Roth mit Dunkelgrün verwechselt.

Die Hering'sche Theorie erklärt diesen Zustand aus der Annahme, dass die rothgrüne Sehsinnsubstanz fehlt, so dass nur die Farben Gelb und Blau empfunden werden. Nach dieser Theorie nennt man daher diesen Zustand die Rothgrünblindheit.

Andere Fälle von Farbenblindheit sind nach der Young-Helmholtz'schen Theorie als Grünblindheit und Violettblindheit gedeutet worden. Nach Vergiftungen mit Santonin tritt ein Gelbsehen ein, welches man für einen Zustand der Violettblindheit gehalten hat. Nach der Hering'schen Theorie könnte ausser der Rothgrünblindheit noch die Gelbblaublindheit auftreten.

Endlich werden auch Fälle von gänzlichem Mangel an Farbenwahrnehmung berichtet, wobei nur Hell und Dunkel, d. h. Weiss, Grau und Schwarz, gesehen wird. Nach der Young-Helmholtz'schen Theorie kann man diesen Zustand aus der Annahme erklären, dass nur eine Faserart in der Netzhaut vorhanden oder erregbar ist. In diesem Falle findet eine Unterscheidung verschiedener Lichtqualitäten nicht mehr statt, und die eine übrig gebliebene Lichtqualität wird daher „Weiss" genannt. Nach der Hering'schen Theorie würde der Zustand totaler Farbenblindheit darin bestehen, dass sowohl die rothgrüne wie die gelbblaue Substanz mangelt und nur die schwarzweisse vorhanden ist.

Um die Farbenblindheit zu erkennen, lässt man die Personen

farbige Papiere oder Wollfäden sortiren, wobei die eben genannten Verwechslungen vorkommen.

Zur genaueren Untersuchung der Farbenblindheit bedient man sich des Farbenkreisels. Alle Farbenmischungen, welche dem normalen Auge gleich erscheinen, erscheinen auch dem farbenblinden Auge gleich. Aber man findet für das farbenblinde auch Gleichheit zweier Mischungen, welche für das normale Auge ungleich sind. Hat man z. B. aus Roth, Grüngelb und Blau ein Grau hergestellt, welches einem Grau aus Schwarz und Weiss gleich ist, so erscheinen auch dem Rothblinden beide Mischungen gleich. Aber man kann für den Rothblinden mehr oder weniger von dem Roth fortlassen und durch Schwarz oder Weiss ersetzen, und auch hiermit eine Mischung gleich der aus Schwarz und Weiss herstellen, während das normale Auge sie als Grünblau sieht. Aus der Menge Roth, welche man fortlassen kann, lässt sich der Grad der Rothblindheit bestimmen.

Sehschärfe für Farben. — Sehr intensives farbiges Licht wird noch wahrgenommen, auch wenn die Lichtquelle punktförmig erscheint. Schwächeres farbiges Licht dagegen muss im Gesichtsfeld eine gewisse Ausdehnung besitzen, um erkannt zu werden. Aubert fand, dass ein blaues Quadrat von 1 mm Seite auf weissem Grunde in 10 Fuss (3130 mm) Entfernung, ein rothes in doppelter Entfernung schwarz erschien. Ein gelbes und grünes verschwanden auf dem weissen Grunde in 12 Fuss Entfernung. Auf schwarzem Grunde wurde das Blau so lange erkannt, als das Quadrat sichtbar war; das grüne und gelbe Quadrat wurde in 16 Fuss Entfernung, das rothe in 12 Fuss Entfernung grau.

Im indirecten Sehen müssen die farbigen Felder, um erkannt zu werden, bei Weitem grösser sein als im directen, und zwar um so grösser, je grösser der Abweichungswinkel von der Gesichtslinie ist. Schliesslich tritt die schon erwähnte Aenderung und das völlige Verschwinden der Farben an der Peripherie des Gesichtsfeldes ein.

Helligkeit der Farben. — Die Helligkeit der verschiedenen Farben kann nicht direct mit demselben Maasse gemessen werden. Wenn wir die Farben des Spektrums mit einander in Bezug auf ihre Helligkeit vergleichen, so erscheint uns dasselbe im Gelb zwischen den Fraunhofer'schen Linien D und E am hellsten, während die Helligkeit nach dem Roth hin schnell, nach dem Violett hin allmählig abnimmt. Das Maximum der optischen Wirkung auf die Netzhaut liegt daher im Gelb und Grün, während das Maximum der thermischen Wirkung des Lichtes im Ultraroth, das Maximum der photographischen Wirkung im Ultraviolett liegt. Die Helligkeiten gleichfarbigen Lichtes können nach photometrischen Methoden gemessen werden. Das Unterscheidungsvermögen für Helligkeiten ist im Gelb und Grün am grössten ($^1/_{286}$), geringer im Blau ($^1/_{212}$) und am geringsten im Roth ($^1/_{70}$) (Lamansky).

Von Purkinje ist beobachtet worden, dass bei abnehmender Beleuchtung die blauen und violetten Farben heller erscheinen als die rothen und grünen. In der Dämmerung verschwinden daher zuerst die rothen Farben der Objecte, während die blauen viel länger gesehen werden. Dove giebt an, dass dagegen bei grosser Beleuchtungsstärke die rothen und gelben Farben im Allgemeinen heller erscheinen als die blauen und violetten. Diese Unterschiede sind auch bei Ver-

gleichung von spektralem Lichte bestätigt worden (Helmholtz und Brodhun).

Farbige Nachbilder und Contrast. — Ebenso wie das weisse erzeugt auch das farbige Licht Nachbilder, welche man auch in positive und negative eintheilen kann. Die negativen farbigen Nachbilder sind seit langer Zeit als Contrasterscheinungen bekannt. Wenn man längere Zeit ein farbiges Object fixirt hat, so sieht man auf einer hellen weissen Fläche ein complementär gefärbtes Nachbild desselben. Roth giebt demnach ein grünblaues, Gelb ein blaues, Grüngelb ein violettes und Grün ein purpurnes Nachbild und umgekehrt. Schon Newton erklärte diese Nachbilder in derselben Weise, wie die negativen dunkeln Nachbilder nach Einwirkung des weissen Lichtes durch die Ermüdung der Netzhaut für die einwirkenden Farben. Noch bestimmter giebt in Uebereinstimmung hiermit die Young-Helmholtz'sche Theorie über die Entstehung der Contrastbilder Aufschluss. Sind z. B. die rothempfindlichen Elemente der Netzhaut durch rothes Licht ermüdet, so wird, wenn weisses Licht die so ermüdete Netzhautstelle trifft, die Erregung der grün- und violettempfindlichen Elemente durch dasselbe derart überwiegen, dass ein Nachbild in der Contrastfarbe entsteht. Bei längerer Einwirkung einer Farbe auf die Netzhaut stumpft sich die Empfindung derselben erheblich ab; die Farbe erscheint immer weniger gesättigt, je länger sie einwirkt, als ob dieselbe mit Grau gemischt würde. Ebenso stumpfen sich zwei Farben, welche im Spektrum nahe an einander liegen, z. B. Roth und Gelb, Gelb und Grün, Grün und Blau in ihrer Lebhaftigkeit, d. h. in dem Grade ihrer Sättigung, gegenseitig ab; sie sind, wie man sagt, unharmonisch zu einander. Dies erklärt sich daraus, dass diese Farbenpaare vornehmlich auf gleiche farbenempfindliche Elemente der Netzhaut ermüdend einwirken. Dagegen heben sich zwei complementäre Farben bei ihrer Betrachtung gegenseitig, indem die eine den Sättigungsgrad der andern erhöht. Bei der Einwirkung des rothen Lichtes z. B. ruhen sich die grün- und violettempfindlichen Elemente aus, so dass die für Roth ermüdete Netzhautstelle das complementäre Grünblau kräftig empfindet. Die complementären Farbenpaare erscheinen daher bei ihrer Zusammenstellung als harmonische.

Ebenso wie durch weisses Licht entstehen auch durch farbiges Nachbilder im dunkeln Gesichtsfelde. Auch diese erklären sich durch das Eigenlicht der Netzhaut. Ist dieselbe durch eine einwirkende Farbe an einer Stelle stark ermüdet, so nimmt sie im Eigenlicht vorwiegend die Contrastfarbe wahr. Dieselbe kann bei gesteigerter Empfindlichkeit des Auges für das Eigenlicht mit grosser Lebhaftigkeit auftreten.

Alle diese Farbenerscheinungen, welche nach der Einwirkung farbigen Lichtes auf die Netzhaut im hellen oder dunkeln Gesichtsfelde sich zeigen, hat man successiven Contrast genannt. Davon hat man den sog. simultanen Contrast unterschieden, welcher gleichzeitig bei der Betrachtung einer farbigen Fläche in der Umgebung derselben oder an einer andern Stelle des Gesichtsfeldes auftritt. Indessen sind eine grosse Reihe von Erscheinungen, welche man früher als simultanen Contrast ansah, auf successiven Contrast zurückzuführen, welcher in Folge der unwillkürlichen Augen-

bewegung entstehen muss. Wenn z. B. eine kleine graue Fläche auf einer grossen grünen Fläche röthlich erscheint, so kann dies durch successiven Contrast erklärt werden, ebenso wenn an der Grenze zweier complementären Farbenfelder die Ränder derselben tiefer gesättigt erscheinen. Aus demselben Grunde tritt an der Grenze eines schwarzen und weissen Feldes ein dunklerer Rand im Schwarz, ein hellerer im Weiss auf. Alle diese Contrasterscheinungen werden erst bei längerer Betrachtung deutlich, wenn Augenbewegungen gemacht worden sind. Dagegen giebt es einige Erscheinungen, welche nach Helmholtz als wahrer simultaner Contrast aufgefasst werden müssen. Dazu gehören z. B. die sog. farbigen Schatten.

Wenn man den Schatten eines Stabes von Lampenlicht und einen zweiten von schwachem Tageslicht oder Mondlicht auf einer weissen Papierfläche entwirft, so sieht der erste bläulich, der zweite gelblich gefärbt aus. Da das Lampenlicht wenig Blau und viel Gelb enthält, so erhält der von der Lampe beleuchtete Tagesschatten eine gelbe Färbung. Der Lampenschatten des Stabes aber, der nur vom Tageslicht beleuchtet ist, erscheint in der Contrastfarbe, weil das Papier, auf dem er entsteht, durch das Lampenlicht gelblichweiss gefärbt ist. Helmholtz meint, dass man in diesem Falle die Papierfläche als Weiss ansieht, und dass in Folge dessen in dem vom Tageslicht beleuchteten Schatten das Blau überwiegt. Ein anderer Fall von Simultancontrast wird beobachtet, wenn man ein graues Papierschnitzelchen auf eine grössere Papierfläche von gesättigter Farbe legt und das Ganze mit einem durchscheinenden Seidenpapier bedeckt. Es erscheint dann das graue Schnitzelchen in der Contrastfarbe. Auch diese Erscheinung erklärt Helmholtz als Simultancontrast daraus, dass man die bedeckte Fläche für Weiss ansieht. Unser Urtheil über die Empfindung „Weiss“ ist offenbar gewissen Schwankungen ausgesetzt, je nach der Beschaffenheit der Lichtquelle, an welche sich das Auge gewöhnt hat. Bei Lampenlicht erscheinen uns daher dieselben Gegenstände weiss wie bei Tageslicht, obgleich sie im ersteren Falle gelbliche Farbe haben. Viele Contrasterscheinungen combiniren sich, wie es scheint, aus successivem und simultanem Contrast.

Die positiven Nachbilder der Farben treten unter denselben Bedingungen auf wie die des weissen Lichtes. Es wechseln oft positive und negative farbige Nachbilder mit einander ab. Sieht man z. B. ein positives farbiges Nachbild eines Objectes im dunkeln Gesichtsfelde bei geschlossenen und bedeckten Augen, so erscheint oft das Contrastbild beim Oeffnen der Augen auf einer hellen Fläche. Daraus folgt, dass die Netzhautstelle, in welcher das positive Nachbild einer Farbe abklingt, für die gleiche Farbe ermüdet ist. Diese Ermüdung überdauert das positive Nachbild längere Zeit, da das Contrastbild noch gesehen wird, wenn jenes verschwunden ist.

Auch nach der Einwirkung von starkem weissem Licht treten farbige Nachbilder auf. Hat man z. B. einen Moment direct in die Sonne gesehen, so erscheint im dunkeln Gesichtsfelde eine Reihe von farbigen Nachbildern der Sonnenscheibe, welche zuerst blaugrün, dann blau, violett, purpur und zuletzt roth gefärbt sind. Helmholtz erklärt diesen Wechsel der Farben daraus, dass die positiven Nachbilder der Grundfarben, aus denen das weisse Licht besteht, mit verschiedener

Geschwindigkeit abklingen. In der ersten Periode überwiegt die Erregung der grünempfindenden Fasern, in der zweiten die der violettempfindenden und zuletzt bleibt die der rothempfindenden Fasern übrig. Eine ähnliche Farbenreihe sieht man auf einer langsam rotirenden Scheibe aus schwarzen und weissen Sectoren, wobei das Weiss im positiven Nachbild sich in die Grundfarben zerlegt.

c) Die objectiven Processe in der Netzhaut.

Bei der Einwirkung des Lichtes auf die Netzhaut müssen materielle Processe in derselben stattfinden, welche die Erregung der Sehnervenfasern bewirken. Da die Stäbchen- und Zapfenschicht die lichtempfindliche Schicht der Netzhaut ist, so hat man seine Aufmerksamkeit vornehmlich auf die in ihr vor sich gehenden Veränderungen gelenkt.

Photochemische Processe. Der Sehpurpur. — Die wichtigste Frage ist die, welcher Natur die Lichtwirkung auf die Stäbchen und Zapfen sei. Seit der Erfindung der Photographie ist vielfach die Ansicht ausgesprochen worden, dass das Licht photochemische Processe in der Netzhaut anrege. Ein Beweis für das Stattfinden solcher Vorgänge ist aber erst gegeben worden, als von Boll (1876) das Sehroth oder der Sehpurpur in der Netzhaut entdeckt wurde. Dieser rothe Farbstoff ist in den Aussengliedern der Stäbchen enthalten; die Zapfen enthalten dagegen kein Sehroth. Das Sehroth bleicht sehr schnell unter der Einwirkung des Lichtes. Entnimmt man einem eben getödteten Thiere bei möglichst schwachem Lichte die Netzhaut, so ist sie Anfangs intensiv roth gefärbt; allmählig erblasst sie, indem ihre Farbe durch Gelb in Weiss übergeht. Am intensivsten ist das Sehroth, wenn die Thiere sich einige Zeit im Dunkeln aufgehalten haben. Durch Einwirkung starken Lichtes bleicht auch das Sehroth im lebenden Auge und stellt sich im Dunkeln wieder her.

Der Sehpurpur ist demnach eine lichtempfindliche Substanz, den aus Chlor-, Brom- und Jodsilber bestehenden photographischen Präparaten vergleichbar. Von W. Kühne ist gezeigt worden, dass durch Bleichung des Sehpurpurs Bilder äusserer Objecte auf der Netzhaut erzeugt werden können, die er „Optogramme“ genannt hat. Stellt man das Auge eines curarisirten oder eben getödteten weissen Kaninchens in einem Raum mit schwarzen Wänden auf ein helles Fenster einige Minuten lang ein, so erkennt man auf der sofort präparirten Netzhaut ein Bild des Fensters, in welchem das Kreuz roth, die Scheiben weiss erscheinen. Kühne hat ferner beobachtet, dass die Regeneration des Sehpurpurs durch die Chorioidea geschieht. Wenn man die hinteren Hälften der beiden Augen eines Frosches dem Lichte so lange aussetzt, dass der Sehpurpur gebleicht ist und sich davon durch Herausnahme der Netzhaut eines Auges überzeugt hat, so kann man beobachten, dass in dem andern Auge im Dunkeln der Sehpurpur sich wiederherstellt. Dies ist sogar an einer herausgenommenen Netzhaut noch der Fall, wenn man sie wieder auf die Chorioidea des Augapfels auflegt. Kühne ist der Ansicht, dass das die Stäbchen bedeckende Retinaepithel das Material zur Bildung neuen Sehpurpurs liefert; wenn dieses der herausgenommenen Retina anhaftet, so können sich auch nach der Ausbleichung im Dunkeln geringe Mengen von

Sehpurpur neu bilden. Von Kühne ist der Sehpurpur aus den Netzhäuten durch eine Lösung gallensaurer Salze extrahirt worden. Diese Lösung bleibt auch im Dunkeln unverändert und entfärbt sich bei der Belichtung, ohne sich im Dunkeln wieder zu regeneriren.

Dem Spektrum ausgesetzt wird der Sehpurpur zuerst im Gelbgrün gebleicht, dann im Blau und Violett und am langsamsten im Roth. Es zersetzen also diejenigen Strahlen den Sehpurpur am schnellsten, welche von ihm am stärksten absorbirt werden. Die Entfärbung geschieht in Abstufungen, indem das Purpur in Roth, Ziegelroth, Orange, Rosa, Chamois, Gelb und schliesslich Weiss übergeht. Bei der Regeneration im lebenden Auge findet keine Rückverwandlung des Sehgelb in Sehpurpur statt, sondern Neubildung des Sehpurpurs (Kühne).

Aus den angeführten Thatsachen darf man schliessen, dass beim Sehen eine beständige Zersetzung des Sehpurpurs durch das Licht stattfindet und dass die zersetzten Mengen durch Neubildung wieder ersetzt werden. Man muss sich daher die Frage vorlegen, ob dieser photochemische Process mit den Erregungsvorgängen in der Retina in Beziehung stehe. Eine solche Beziehung wäre denkbar unter der Annahme, dass die Zersetzungsproducte des Sehpurpurs einen Reiz auf die Faserenden der Stäbchen ausübten. Dieser Reiz würde so lange anhalten, bis die Zersetzungsproducte durch die Ernährung wieder fortgeschafft wären. Aus einer solchen Vorstellung würde auch die Entstehung des positiven Nachbildes zu erklären sein, da zur Beseitigung der Zersetzungsproducte eine gewisse Zeit erforderlich ist. Ein negatives Nachbild aber würde so lange bestehen, bis der Sehpurpur sich wieder zur Norm regenerirt hätte.

Da indess der Sehpurpur nur in den Aussengliedern der Stäbchen vorhanden ist, in denen der Zapfen aber fehlt, so lässt sich schon aus diesem Grunde eine befriedigende photochemische Theorie auf ihm allein nicht begründen. Man müsste vielmehr die Hypothese hinzufügen, dass neben demselben noch andere lichtempfindliche Substanzen namentlich in den Zapfen existiren, die sich aber durch keinerlei Färbung merkbar machen. Es liegt nahe, anzunehmen, dass es drei den Grundfarben entsprechende photochemische Substanzen gebe, welche durch je eine Grundfarbe am stärksten zersetzt werden und die mit den entsprechenden drei farbenempfindenden Fasern in einem molekularen Zusammenhange stehen.

An den Stäbchen der Netzhaut hat man auch eine Fluorescenz beobachtet, welche bei Beleuchtung mit ultraviolettem Licht deutlich hervortritt und auch nach Bleichung des Sehpurpurs bestehen bleibt. Das gelbe Pigment der Macula lutea ist lichtbeständig. In den Stäbchen und Zapfen der Vogelnetzhaut befinden sich zwischen Innen- und Aussengliedern farbige Pigmentkugeln, welche ebenfalls lichtbeständig sind. Es wäre möglich, dass dieselben vermöge der Absorption zur Farbenwahrnehmung beitragen.

Morphologische Vorgänge. — In einigen Elementen der Netzhaut sind unter der Einwirkung des Lichtes Gestaltsveränderungen beobachtet worden. Die Pigmentepithelzellen, welche den Aussengliedern der Stäbchen und Zapfen aufsitzen, senden pigmentirte Fortsätze aus, welche die Stäbchen und Zapfen einhüllen. Wird die Netzhaut stark belichtet, so verlängern sich diese Fortsätze und reichen

oft bis zur Membrana limitans externa, so dass das Epithel der Netzhaut stark anhaftet, im Dunkeln dagegen werden die Fortsätze mehr oder weniger eingezogen (Boll, Kühne). Das Vordringen der Pigmentfortsätze geht in 10—15 Minuten, die Einziehung derselben in 1½ bis 2 Stunden vor sich. Diese Bewegung kann wohl mit den Erregungsprocessen nicht in directem Zusammenhange stehen, könnte aber den Nutzen haben, dass sie die Bildung des Sehpurpurs befördert und die Reflexion und Zerstreuung des Lichtes in den Stäbchen und Zapfen beschränkt. Ausserdem hat man an den Stäbchen und Zapfen Gestaltsveränderungen unter der Einwirkung starken Lichtes gesehen, welche in einer Verkürzung der Aussenglieder bestehen (Engelmann).

Elektrische Vorgänge. — Ebenso wie der Nerv besitzt auch die Netzhaut elektromotorische Eigenschaften, welche von Holmgren und dann von Kühne und Steiner untersucht sind. Man findet an der Netzhaut häufig einen Ruhestrom vor, welcher in derselben die Richtung von Aussen nach Innen, d. h. von der Stäbchen- und Zapfenschicht zur Nervenfaserschicht besitzt. In diesem Falle zeigen demnach die abgeleiteten Längsschnittpunkte der Nervenfasern wie an einem Nervenstamm positive, die Stäbchen und Zapfen dagegen analog dem künstlichen Querschnitt des Nerven negative Spannung. Dieser Ruhestrom ist in seiner Stärke sehr wechselnd und häufig sehr schwach oder selbst in der frischen Retina Null, ähnlich wie an einem mehr oder weniger parelektronomischen Muskel, den man vom Längsschnitt und dem natürlichen Querschnitt, der Sehne, ableitet (s. S. 349). Ist der Ruhestrom der Netzhaut im Dunkeln abgeleitet, so tritt bei Beleuchtung derselben eine Schwankung desselben ein, und zwar im ersten Moment eine kurzdauernde positive Schwankung, d. h. im Sinne des Ruhestromes, und dann eine länger dauernde negative Schwankung. Durch letztere kann, wenn der Ruhestrom schwach oder Null ist, die Richtung des Stromes eine absolut negative werden. Bei dauernder Beleuchtung geht die negative Schwankung langsam zum Ruhestrom zurück, bei kürzerer Beleuchtung erfolgt am Ende derselben eine kurze positive Schwankung über die Grösse des Ruhestromes hinaus, bevor dieser sich wieder einstellt.

Man kann, wie mir scheint, diese Vorgänge durch die in den Retinaschichten sich fortpflanzenden Reizwellen (s. S. 357) erklären. Die in den Stäbchen und Zapfen durch das Licht entstehende Reizwelle erzeugt daselbst oder erhöht die schon bestehende negative Spannung gegenüber der noch ruhenden Nervenfaserschicht und verursacht im ersten Momente daher eine positive Schwankung. Die darauf folgende dauernde Erregung der Nervenfasern aber ruft eine negative Schwankung hervor, welche die positive Schwankung an Stärke übertrifft. Die positive Nachschwankung beim Aufhören der Belichtung könnte durch Zunahme der positiven Spannung in der Nervenfaserschicht entstehen.

Die Schwankungen der Ströme werden an dem halbirten Bulbus, sowie in der isolirten Netzhaut beobachtet. Die elektrische Reaktion der Netzhaut ist eine sehr empfindliche, da sie schon durch sehr schwaches Licht hervorgerufen wird.

Diese Vorgänge lassen erkennen, dass das Licht in den Netzhautelementen materielle Aenderungen hervorbringt, insofern die wechselnden elektrischen Spannungsdifferenzen auf chemische Processe hindeuten.

d) Die Augenbewegungen.

Lagen des Augapfels. — Vermöge seiner Beweglichkeit kann der Augapfel in verschiedene Lagen gebracht werden. Um sich hierüber zu orientiren, ist es nothwendig, drei feste Axen durch den Augapfel zu legen. Derselbe bewegt sich in der Augenhöhle wie ein Kugelgelenk um einen Drehungsmittelpunkt. Man kann annehmen, dass sich dieser in der anatomischen Augenaxe befindet, welche nahezu mit der optischen Axe und der Gesichtslinie zusammenfällt (siehe S. 616). In Wirklichkeit liegt der Drehungsmittelpunkt etwas median von der Gesichtslinie. Ausser der Augenaxe lege man zweitens durch den Drehungsmittelpunkt bei aufrechter Kopfhaltung und bei horizontalen und parallelen Gesichtslinien beider Augen eine senkrechte Axe, die Höhenaxe, hindurch, und endlich drittens eine Queraxe, welche von rechts nach links gerichtet auf den beiden ersten Axen senkrecht steht. Eine senkrecht auf die Augenaxe im Drehungsmittelpunkt gelegte Ebene ist die Aequatorialebene des Auges. Die Linie, welche den fixirten Punkt im Gesichtsfelde, den Blickpunkt, mit dem Drehungsmittelpunkt verbindet, hat Helmholtz die Blicklinie genannt. Man kann dieselbe mit der Gesichtslinie nahezu zusammenfallen lassen. Sind nun die Blicklinien beider Augen bei aufrechter Kopfhaltung horizontal gelegen und senkrecht gegen die Frontalebene des Kopfes gerichtet, so nennt man diese Lage die Primärlage des Augapfels. Eine genauere Bestimmung dieser Lage geht erst aus den nachfolgenden Beobachtungen hervor. Diese Lage betrachtet man als die Ruhelage des Augapfels, von der aus alle übrigen Lagen nach Grösse und Richtung der Drehung bestimmt werden können. Eine Drehung des Augapfels aus der Primärlage um die Höhenaxe bewegt den Blickpunkt im Blickfelde in einer horizontalen Linie nach rechts oder links, eine Drehung desselben um die Queraxe bewegt den Blickpunkt in einer senkrechten Linie nach oben oder unten. Alle auf diese Weise entstandenen Lagen des Augapfels heissen Secundärlagen. Nimmt der Blickpunkt irgend eine andere Lage im Blickfelde ein, so entsteht eine Tertiärlage des Augapfels. In Fig. 198 sei der Punkt P der Blickpunkt des Auges in der Primärlage und die Ebene des Papiers das Blickfeld, so stellen die horizontale und senkrechte Linie $S\,S$ die Bewegungen des Blickpunktes beim Uebergang in eine Secundärlage dar. Ist der Blick auf einen Punkt dieser Linien gerichtet, so befindet sich das Auge in einer Secundärlage. Durch diese Linien wird das Blickfeld in vier Quadranten getheilt. Richtet sich der Blick auf irgend einen Punkt T dieser Quadranten, so befindet sich das Auge in einer Tertiärlage.

Das Gesetz der Augenbewegung, nach welchem diese Lagen des Augapfels zu Stande kommen, ist von Listing aufgestellt und durch Beobachtungen von Ruete, Helmholtz und Anderen bestätigt worden. Bei dem Uebergange aus der Primärlage in eine Secundärlage findet ausschliesslich eine Drehung des Augapfels um die beiden in der Aequatorialebene liegenden Axen, die Höhenaxe und die Queraxe statt, während eine Drehung um die Augenaxe nicht stattfindet. Dies lässt sich durch Beobachtungen feststellen, wenn man nach Ruete und Helmholtz in der Primärlage ein farbiges rechtwinkliges Kreuz

(Fig. 198) betrachtet und das Nachbild desselben auf hellgrauem Grunde bei Bewegungen des Auges verfolgt. Bewegt sich das Auge in eine Secundärlage, so bleibt dabei das Kreuz im Nachbilde sich selbst parallel und rechtwinklig. Daraus geht hervor, dass hierbei eine Drehung um die Augenaxe, eine sog. Raddrehung des Augapfels, nicht stattgefunden hat. Man findet daher die genaue Primärlage, wenn die eben genannte Bedingung erfüllt ist.

Geht nun das Auge in eine Tertiärlage über, so ist der einfachste Fall dieser Art der, dass der Blickpunkt aus der Primärlage P (Fig. 198) sich in einer geraden Linie $P\,T$ in die Tertiärlage begiebt. In diesem Falle dreht sich der Augapfel um eine in der Aequatorialebene liegende Axe, welche auf der Ebene, welche die Blicklinie beschreibt, senkrecht steht. Diese Axe bildet demnach mit der Höhen- und Queraxe schiefe Winkel, welche gleich denen sind, die von der auf $P\,T$ senkrechten

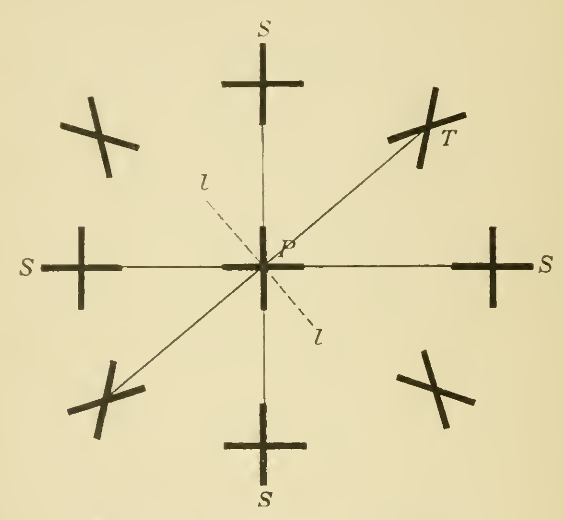


Fig. 198. Die Bewegungen des Blickpunktes.

Linie $l\,l$ mit den Coordinaten $S\,S$ gebildet werden. Nach dem Listing-schen Gesetz der Augenbewegung ist hiernach die Lage des Augapfels auch für alle anderen Fälle bestimmt. Wenn der Blickpunkt auf irgend einem anderen Wege als durch die gerade Linie $P\,T$ in die Tertiärlage T gelangt ist, so ist die Stellung des Augapfels immer eine solche, als ob eine Drehung um die genannte in der Aequatorialebene gelegene Axe stattgefunden hätte. Dass es sich so verhält, lässt sich aus der Lage des Nachbildes nachweisen. In den Tertiärlagen T verwandelt sich das rechtwinklige Kreuz im Nachbilde in ein schiefwinkliges, wie es Fig. 198 angiebt. Eine solche Lage des Nachbildes ergiebt sich, wie Helmholtz gezeigt hat, aus der Projection des Netzhautbildes auf die Blickebene nach den vier Quadranten derselben sowohl durch Construktion als durch Rechnung, wenn die Bewegung des Augapfes nach dem Listing'schen Gesetz erfolgt. Dieses Gesetz lässt sich demnach ganz allgemein folgendermaassen ausdrücken: Der Augapfel befindet sich bei einer jeden Be-

wegung in einer solchen Lage, als ob er sich in dieselbe aus der Primärlage um eine in der Aequatorialebene gelegene Axe gedreht hätte, welche auf den Blicklinien der Primärlage und der jedesmaligen Lage senkrecht steht. Diese Art der Bewegung des Augapfels erscheint als die einfachste und daher auch als die zweckmässigste, insofern sie die Orientirung über die Richtungen im Blickfelde am leichtesten gestattet und jede unnöthige Muskelanstrengung ausschliesst (Helmholtz). Es ist hiernach gänzlich ausgeschlossen, dass der Augapfel bei irgend einer Einstellung eine beliebige Drehung um die Augenaxe, eine sog. Raddrehung, mache.

Wirkung der Augenmuskeln. — Die Bewegungen des Augapfels geschehen mit Hilfe der äusseren Augenmuskel. Fig. 199 giebt

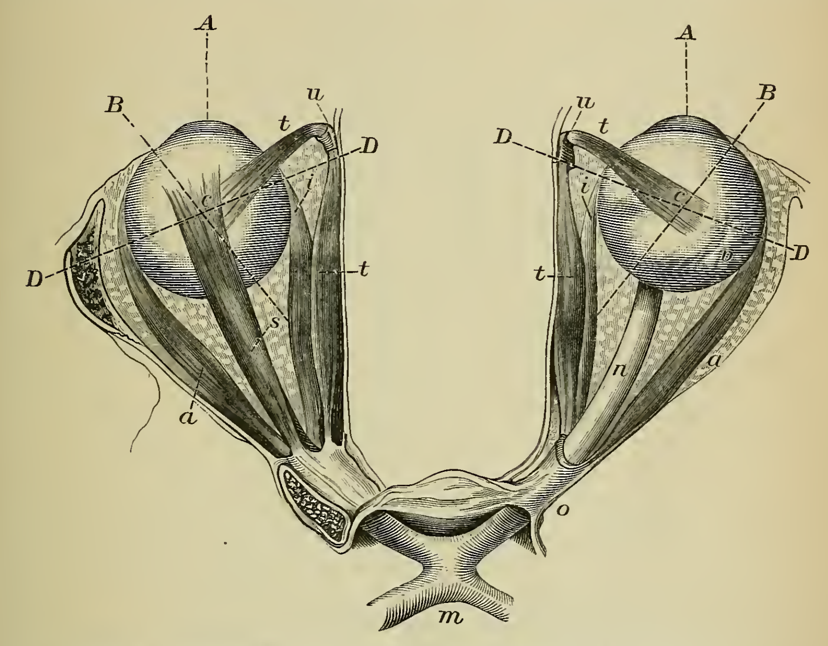


Fig. 199. Augenmuskeln und ihre Drehaxen am Augapfel nach Helmholtz: *a* M. rectus ext., *s* M. rectus sup., *i* M. rectus int., *t* M. obl. sup., *u* Trochlea; *A* Augenaxe, *D* Drehaxe des Rect. sup. u. inf., *B* Drehaxe des Obl. sup. u. inf., *v* Insertion des Obl. inf., *n* Nerv. opt., *m* Chiasma, *o* foram. opt.

ein Bild von der Anordnung der Augenmuskeln. Die Drehung des Augapfels um die Höhenaxe wird durch den M. rectus internus und seinen Antagonisten, den M. rectus externus, bewirkt. Bei dieser Bewegung nimmt der Augapfel Secundärlagen an, wobei sich der Blickpunkt in einer horizontalen Linie nach rechts und links bewegt. Die Axe, um welche diese Muskeln den Augapfel drehen, fällt mit der Höhenaxe zusammen. Dagegen fällt die Drehungsaxe der Mm. recti sup. und inf. keineswegs mit der Queraxe des Augapfels zusammen. Da diese Muskeln von dem Umfang des Foramen opticum entspringend von hinten und innen nach vorn und aussen gerichtet sind und ihre Drehungsaxe senkrecht zu ihrer Richtung liegen muss, so ist dieselbe

von hinten und aussen nach vorn und innen gerichtet (*DD*). Diese Axe bildet mit der Augenaxe einen Winkel von 70°, also mit der Queraxe einen Winkel von 20° (Ruete). In Fig. 200 ist ein horizontaler Querschnitt des linken Auges von oben gesehen dargestellt, *VH* ist die Augenaxe. der Drehungsmittelpunkt liege in *c*, und *UO* sei die Queraxe. Denkt man sich durch die Zugrichtungen der beiden Muskeln eine senkrechte Ebene gelegt, so sei die punktirte Linie *cr* die Schnittlinie dieser Ebene mit dem gezeichneten Querschnitt des Auges. Senkrecht auf dieser Linie *cr* liegt daher die Drehungsaxe für die beiden Muskeln, welche nach ihnen mit *RJ* und *RS* bezeichnet ist.

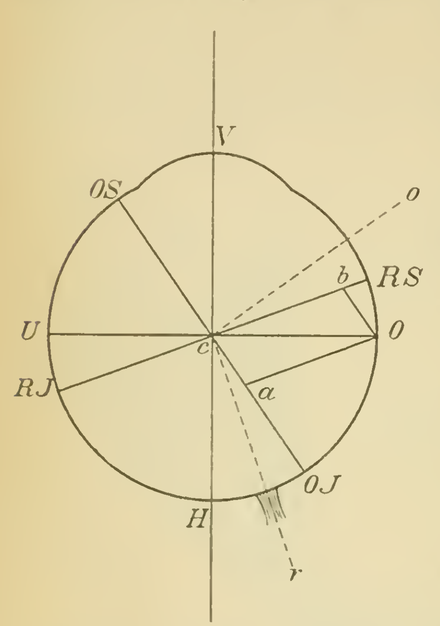


Fig. 200.
Construction der Drehungsaxen des Bulbus.

Die Drehungsaxe (*B*, Fig. 199), um welche die beiden schiefen Augenmuskeln, der M. obliq. sup. und inf., den Augapfel bewegen, folgt in derselben Weise aus der Zugrichtung dieser Muskeln. Der M. obliq. inf. entspringt Vorn und Innen am Boden der Augenhöhle und geht nach Aussen und Hinten zur unteren Fläche des Bulbus; der sich mit seiner Sehne um die Trochlea schlingende M. obliq. sup. geht in derselben Richtung zur oberen Fläche des Bulbus. Die Drehungsaxe dieser beiden Muskeln ist daher von Vorn und Aussen nach Hinten und Innen gerichtet, sie bildet mit der Augenaxe einen Winkel von 35° (Ruete).

Man denke sich in Fig. 200 wiederum eine senkrechte Ebene durch die Zugrichtungen der beiden Muskeln gelegt, so schneide diese in der punktirten Linie *co* den gezeichneten Querschnitt des Auges. Senkrecht zu dieser Linie liegt demnach die Drehungsaxe für die beiden schiefen Muskeln, welche nach diesen mit *OS* und *OJ* bezeichnet ist.

Aus dieser Betrachtung geht hervor, dass eine Drehung des Bulbus um die Queraxe nur stattfinden kann, wenn ein gerader und ein schiefer Augenmuskel zusammenwirken. Bei der Drehung des Bulbus nach oben um die Queraxe ziehen sich der obere gerade und der untere schiefe Augenwinkel zusammen; bei der Bewegung nach unten sind der untere gerade und der obere schiefe Augenmuskel zusammen thätig. Aus der Fig. 200 ersieht man, dass die Queraxe *UO* zwischen den Drehaxen der beiden schiefen und der genannten geraden Muskeln liegt. Wenn daher der M. r. s. eine Drehung um die Axe *RJ* — *RS* nach oben und zugleich der M. o. i. eine Drehung um die Axe *OJ* — *OS* ebenfalls nach oben bewirkt, so kann dadurch nach dem Parallelogramm der Kräfte eine Drehung um die Queraxe *UO* resultiren, wenn die Grösse der Drehungen zu einander in einem bestimmten Verhältniss steht. Die Grösse der Drehungen kann man

nach Helmholtz durch die Seiten des Parallelogramms *c b O a* ausdrücken, von denen *cb* die Grösse der Drehung für den geraden, *c a* die für den schiefen Muskel angiebt. Ebenso kann in der Figur dieselbe Construktion auf der Seite *U* der Queraxe für die Bewegung nach unten ausgeführt werden, wobei der untere gerade und obere schiefe Muskel zusammenwirken.

Um das Auge in eine Tertiärstellung zu bewegen, sind jedesmal drei Augenmuskeln erforderlich. Geschieht die Bewegung nach Aussen,

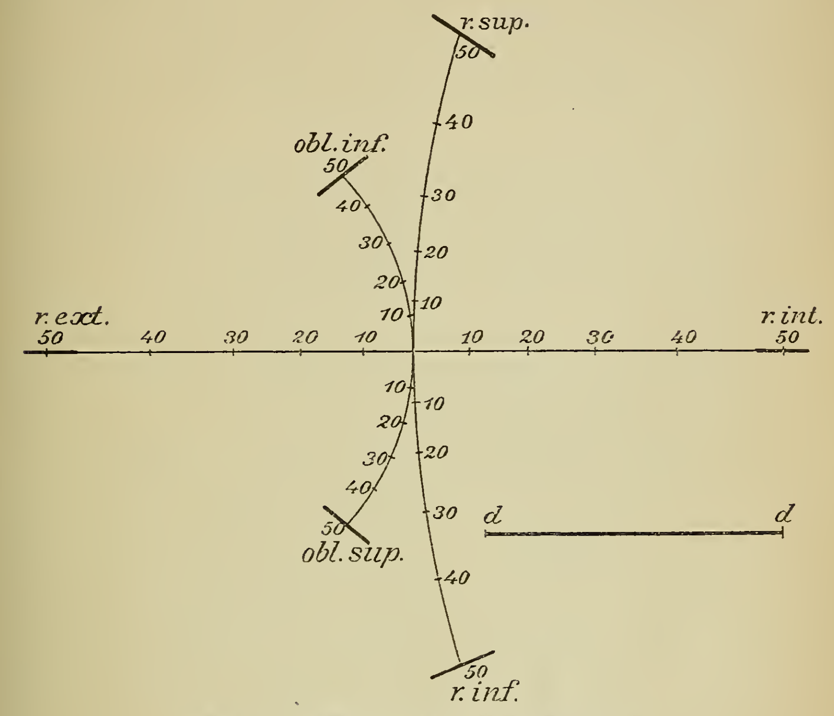


Fig. 201. Wirkung der Augenmuskeln nach Ruete.

so gesellt sich zu den zweien, die nach oben oder unten bewegen, der M. rect. ext.; geschieht die Bewegung nach Innen, so gesellt sich zu ihnen der M. rect. int. hinzu.

Mit Hilfe der von Ruete und Wundt construirten „Ophthalmotrope“ kann man die Wirkung der Augenmuskeln bei den Drehungen des Augapfels demonstriren.

In der Fig. 201 ist nach Messungen von Ruete dargestellt, welche Linien der Blickpunkt in dem Blickfelde beschreiben würde, wenn der Augapfel um die Axen der einzelnen Augenmuskeln aus der Primärlage gedreht würde. Die Drehungswinkel sind auf den Linien in Graden angegeben. Die Entfernung der Blickebene vom Drehungspunkte ist gleich der Linie *d d* gedacht. Die Lage, welche ein bei der Primärlage horizontaler Streifen im Nachbilde annehmen würde, ist am Ende jeder Linie angegeben. Auch aus dieser Figur erkennt man, welche Muskeln bei irgend einer Bewegung des Augapfels zusammenwirken.

e) Das binoculare Sehen.

Beim Sehen mit einem Auge nehmen wir ein flächenhaft ausgebreitetes Gesichtsfeld wahr. In diesem monocularen Gesichtsfelde unterscheiden wir nur den Winkelabstand zweier Punkte desselben, erstens durch den Sehwinkel, welchen die Richtungsstrahlen dieser Punkte bilden, und zweitens noch genauer durch die Bewegung der Blicklinie, indem sich diese auf den einen und andern Punkt richtet. Dagegen giebt uns das Sehen mit einem Auge keinen Anhalt für die Entfernung des wahrgenommenen Punktes vom Auge. Beim Sehen mit einem Auge nehmen wir daher die Tiefendimension des Raumes nicht wahr. Nur in geringem Maasse vermöge der Accommodation und nach der uns bekannten Grösse von Gegenständen können wir auf ihre Entfernung schliessen.

Beim Sehen mit beiden Augen vereinigen sich die Gesichtsfelder beider Augen zum grössten Theile zu einem gemeinsamen binocularen Gesichtsfelde, in welchem wir nicht nur die Tiefendimension erkennen, sondern auch körperliche Wahrnehmungen haben. Dieses Vermögen beruht auf den Beziehungen, in welchen die beiden Netzhäute zu einander stehen.

Identische Netzhautstellen. — Die Erfahrung lehrt, dass wir beim gewöhnlichen Sehen mit beiden Augen die Gegenstände einfach und nicht doppelt wahrnehmen. Es muss also unter diesen Umständen eine Vereinigung der Bilder beider Netzhäute in der Wahrnehmung stattfinden. Betrachten wir zunächst das Verhalten der beiden Foveae, in welchen sich der fixirte Punkt des Raumes abbildet, so vereinigen sich die Bilder dieses Punktes zu einem gemeinsamen. Man findet nun, dass es in beiden Netzhäuten einander entsprechende Stellen giebt, die sich ebenso verhalten wie die beiden Foveae. Alle solche Stellen der beiden Netzhäute, deren Bilder sich in der Wahrnehmung zu einem gemeinsamen vereinigen, heissen correspondirende oder identische Netzhautstellen. Um dieselben zu ermitteln, denkt man sich die beiden Netzhäute in der Primärlage der beiden Augäpfel auf einander gelegt; dann sind die Deckpunkte derselben correspondirende oder identische Netzhautstellen. Es seien die rechte und linke Netzhaut (Fig. 202) in der Primärlage beider Augäpfel durch eine horizontale und senkrechte Trennungslinie, welche durch die beiden Foveae *c* hindurchgehen, in die Quadranten *1*, *2*, *3*, *4* eingetheilt. Legt man nun die Punkte *c* und die gleichen Trennungslinien auf einander, so decken sich die identischen Netzhautstellen. Diese besitzen demnach in den beiden Netzhäuten eine congruente Lage. Die beiden rechten und die beiden linken, sowie die beiden unteren und die beiden oberen Netzhauthälften enthalten die zu einander gehörigen identischen Stellen.

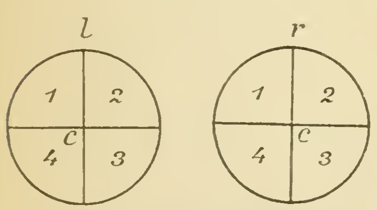


Fig. 202. Identität der Netzhäute.

Der einfachste Fall des Sehens mit beiden Augen, aus welchem sich die Lage der identischen Netzhautstellen ergiebt, ist der, dass die beiden Gesichtslinien parallel und horizontal gerichtet sind. Blicken

wir z. B. nach einem Punkte des Horizontes, so erscheint nicht nur dieser im directen, sondern es erscheinen auch alle übrigen Punkte des Horizontes im indirecten Sehen einfach. Ebenso verhält es sich, wenn die beiden Gesichtslinien auf einen Punkt des Himmels gerichtet sind. Wird ein Stern am Himmel fixirt, so erscheinen auch alle übrigen Sterne in der Umgebung einfach, bilden sich also auf identischen Netzhautstellen ab. Es seien in Fig. 203 die Gesichtslinien $C k c$ beider Augen auf einen unendlich weit entfernten Punkt, also parallel, gerichtet. Die von einem anderen unendlich weit entfernten Punkte kommenden Richtungsstrahlen $A k a$, welche durch den Knotenpunkt k gehen, treffen die Netzhäute in den identischen Punkten a; da die Winkel $a k c$ einander gleich sind, so sind diese Punkte congruent gelegen. Dies gilt von allen parallelen Richtungsstrahlen, die von einem unendlich weit gelegenen Punkte kommen, auch von denen, welche nicht in der Ebene der Gesichtslinien liegen.

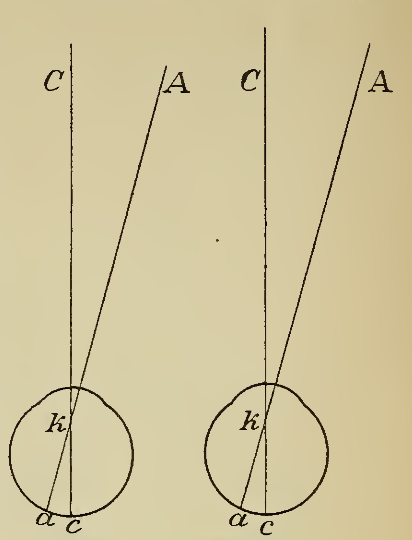


Fig. 203. Primärlage der Bulbi.

Der Horopter. — Man hat diejenige Figur im Raume, deren Punkte mit beiden Augen einfach gesehen werden, den Horopter genannt. Die Horopterfigur ist bei den verschiedenen Stellungen der Augen eine verschiedene. Punkte des Raumes, welche nicht in der Horopterfigur liegen, erscheinen in Doppelbildern, wenn wir unsere Aufmerksamkeit auf dieselben richten. Dieselben werden um so deutlicher, je weiter sie von der Horopterfigur entfernt sind. Die Punkte des Horopters bilden sich demnach auf identischen Netzhautstellen ab. Daraus lässt sich die Gestalt des Horopters für alle Stellungen der Augen construiren. Derselbe soll nur für einige einfache Fälle abgeleitet werden. Die durch beide Gesichtslinien gelegte Ebene möge die Visirebene genannt werden.

a) Die beiden Gesichtslinien sind bei horizontaler Visirebene parallel gerichtet.

Dieser eben betrachtete Fall ergiebt, dass alle in einer unendlich weit gelegenen Fläche liegenden Punkte einfach gesehen werden. Der Horopter wird also in diesem Falle eine unendlich weit entfernte Fläche sein. Dies würde sich so verhalten, wenn die Trennungslinien der beiden Netzhäute genau parallel stünden. Das ist aber nicht genau der Fall. Befinden sich z. B. die Augen in ihrer Primärlage, so dass die Gesichtslinien nach einem unendlich weit entfernten Punkte in der Medianebene des Kopfes gerichtet sind, so convergiren die senkrechten Trennungslinien der Netzhäute etwas nach unten. Bei aufrechter Körperhaltung schneiden sie sich etwa in der Fussbodenfläche (Helmholtz). Daraus folgt, dass nicht bloss Punkte des Horizontes, sondern auch die der Fussbodenfläche einfach gesehen werden.

Die unendlich weit entfernte Horopterfläche verwandelt sich daher in die bis zum Horizont reichende Fussbodenfläche.

b) Die Gesichtslinien sind bei horizontaler Visirebene convergirend. In diesem Falle befinden sich bei aufrechter Kopfhaltung die beiden Augen in einer Secundärstellung.

Es seien in Fig. 204 die Gesichtslinien beider Augen auf einen Punkt C gerichtet, welcher in der Medianebene MM liege, so befinden sich beide Augen in einer symmetrischen Secundärstellung. In diesem Falle bildet der Horopter einen Kreis, welcher durch den fixirten Punkt C und die beiden Knotenpunkte K der Augen gelegt wird (Joh. Müller). Jeder Punkt dieses Kreises bildet sich auf identischen Netzhautpunkten ab. Zieht man von einem beliebigen Punkte A des Kreises die Richtungsstrahlen Aka, so sind a identische Punkte, da die Winkel akc einander gleich sind. Der Müller'sche Horopterkreis gilt auch für die unsymmetrischen Secundärstellungen der Augen, wobei der Blickpunkt ausserhalb der Medianebene liegt. Man nehme an, dass A der fixirte Punkt sei, so dass in a die Fovea sich befinde, so bilden sich alle Punkte des Kreises nach derselben Construktion auf identischen Netzhautpunkten ab.

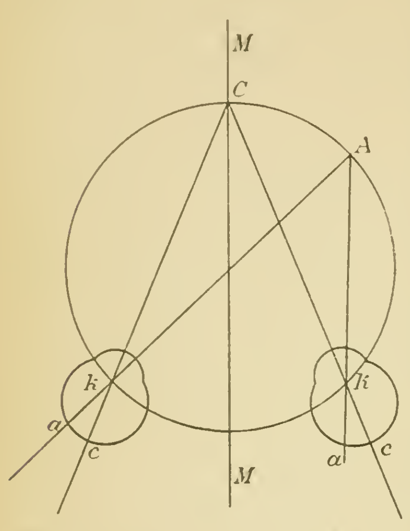


Fig. 204. Horopterkreis von Joh. Müller.

Ausser dem Müller'schen Horopterkreis lässt sich bei symmetrischer Secundärstellung eine gerade Horopterlinie construiren, welche senkrecht auf der Kreisebene durch den fixirten Punkt geht (Meissner). Es seien in Fig. 205 die beiden Augen in einer solchen Lage gedacht, dass sie sich gegenseitig anblicken, so dass die Gesichtslinien Ckc zusammenfallen. Dann würde der in der Medianebene MM liegende Punkt A sich auf den identischen Netzhautpunkten a abbilden. Bringt man nun durch Knickung der Papierebene in der Linie MM die Augen in eine natürliche Lage, so bildet MM die senkrechte Horopterlinie.

c) Die Gesichtslinien schneiden sich bei gehobener oder gesenkter Visirebene in einem Punkte der Medianebene.

In diesem Falle befinden sich beide Augen in einer symmetrischen Tertiärstellung. Es lässt sich eine gerade Horopterlinie construiren, welche durch den fixirten Punkt geht und gegen die Visirebene geneigt ist. Man denke sich Fig. 206 die beiden Augen in einer Lage, dass sie bei gehobener Gesichtslinie den Punkt C der Medianebene MM fixiren, dann bildet sich ein beliebiger Punkt A der Linie MM auf den identischen Netzhautpunkten a ab. Bringt man durch Knickung der Linie MM die Augen in eine natürliche Lage, so erhält man eine symmetrische Tertiärstellung derselben, in welcher die Linie MM die Horopterlinie bildet.

d) Bei unsymmetrischer Tertiärstellung der Augen bildet der

Horopter eine complicirte Curve doppelter Krümmung im Raume, welche durch die Knotenpunkte beider Augen hindurchgeht.

Die Doppelbilder. — Beim Sehen mit beiden Augen können Doppelbilder nur an denjenigen Punkten im Raume entstehen, welche nicht im Horopter der jedesmaligen Augenstellung liegen. Es werden diese Doppelbilder aber nur deutlich erkannt, wenn irgend ein Punkt im Raume dauernd fixirt wird. Fixiren wir einen nahe vor die Augen gehaltenen Finger, so erscheint uns ein in einiger Entfernung dahinter gehaltener Finger doppelt und umgekehrt. Sind z. B. Fig. 207 A die beiden Augen auf den nahe gelegenen Punkt f in der Medianebene gerichtet, so dass sich dieser in den beiden Foveae c abbildet, so bildet sich ein entfernterer Punkt g der Medianebene in den nicht identischen

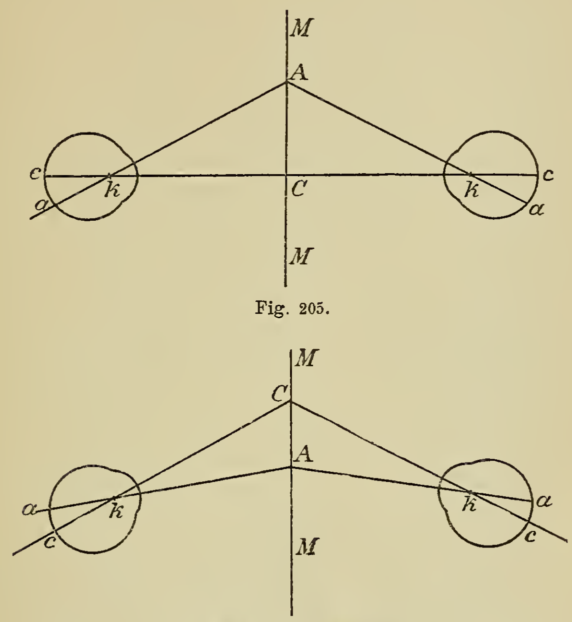


Fig. 205.

Fig. 206. Horopterlinien.

Netzhautstellen g_1 und g_2 ab. Es entstehen daher von diesem Doppelbilder, welche auf eine Ebene in der Entfernung von f nach G_1 und G_2 projicirt werden. Für das rechte Auge liegt das Bild des entfernteren Punktes auf der rechten Seite, für das linke Auge auf der linken Seite von f. Hiervon kann man sich durch Schliessen und Oeffnen eines Auges leicht überzeugen. In Fig. 207 B fixiren die Augen den enfernteren Punkt G. Es entstehen von dem näheren Punkte f, der sich in f_1 und f_2 abbildet, demnach Doppelbilder, welche nach F_1 und F_2 verlegt werden. Für das rechte Auge liegt das Bild links, für das linke rechts vom fixirten Punkt.

Schätzung der Entfernung. — Durch das Sehen mit beiden Augen kann die Entfernung der Objecte von denselben unterschieden und geschätzt werden. Dies geschieht durch die Wanderung des gemeinsamen Blickpunktes im Raume. Wenn die beiden Gesichtslinien

sich in einem Punkte des Raumes schneiden, so bilden sie einen grösseren oder kleineren Winkel, den man den Convergenzwinkel nennt. Je näher der Blickpunkt liegt, desto grösser, je entfernter derselbe liegt, desto kleiner ist der Convergenzwinkel, bis er bei parallelen Gesichtslinien Null wird. Eine Divergenz der Gesichtslinien kommt unter normalen Verhältnissen nicht vor. Den Grad der Convergenz beurtheilen wir nach der Einstellung unserer Augen vermöge der Muskeln. Wird die Convergenz der Gesichtslinien eine stärkere, so ziehen sich die beiden Mm. recti interni zusammen, wird die Convergenz eine

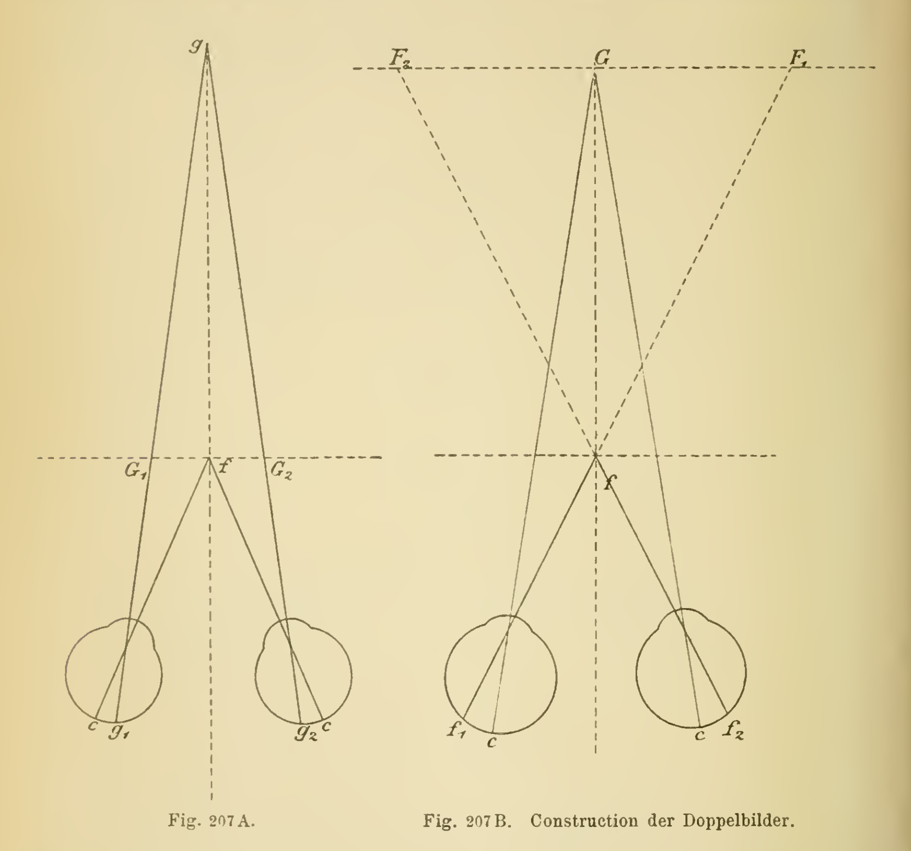


Fig. 207 A. Fig. 207 B. Construction der Doppelbilder.

geringere, so sind die beiden Mm. recti externi thätig. Mit Hilfe des fein ausgebildeten Muskelgefühls dieser Muskeln schätzen wir daher den Grad der Convergenz der Gesichtslinien und beurtheilen hiernach die Entfernung des fixirten Objectes. Das Unterscheidungsvermögen für Entfernungen nimmt mit der Entfernung der Objecte in starkem Maasse ab.

Dass man sich beim Sehen mit einem Auge über die Entfernung der Objecte auch in der unmittelbaren Nähe leicht täuscht, ist eine bekannte Erfahrung. Hängt man z. B. an einen langen Faden, dessen Aufhängepunkt man nicht sieht, einen Ring, so gelingt es schwer, beim Sehen mit einem Auge einen Stab durch denselben zu stecken.

Körperliches Sehen. Stereoskop. — Die Wahrnehmung der körperlichen Objecte und des Raumes, das sog. körperliche Sehen, kann nur durch das gemeinsame Sehen mit beiden Augen zu Stande kommen. Die Bedingung für das körperliche Sehen besteht darin, dass die beiden Netzhautbilder gesetzmässige Verschiedenheiten besitzen. Sind die beiden Netzhautbilder vollkommen gleich, und bilden sich alle einzelnen Punkte der Objecte auf identischen Netzhautstellen ab, so entsteht keine körperliche Wahrnehmung. Dies ist z. B. der Fall, wenn wir mit beiden Augen den Himmel oder ein sehr weit entferntes Gesichtsfeld betrachten. Betrachten hingegen beide Augen einen Körper in endlicher Entfernung, so sind die beiden Netzhautbilder um so verschiedener von einander, je näher sich der Körper den Augen befindet.

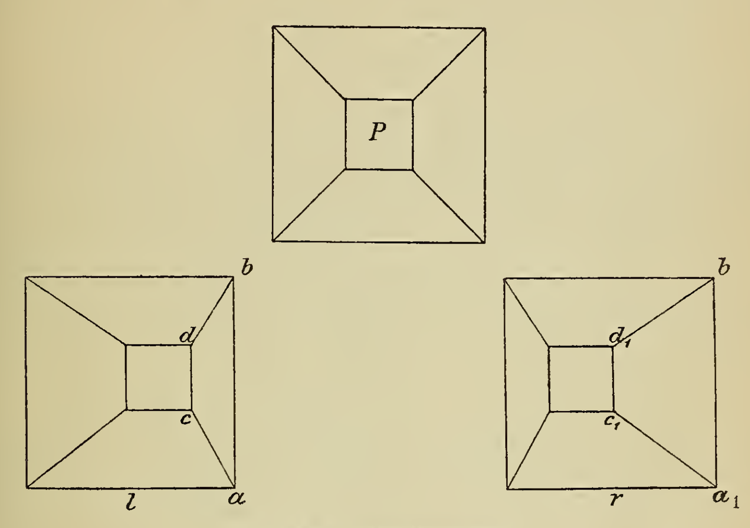


Fig. 208. Erhabene Pyramide.

Der Unterschied beider Netzhautbilder ergiebt sich, wenn man von jedem Punkte der Körperoberfläche eine Richtungslinie für beide Augen zieht. Man erhält auf diese Weise zwei verschiedene Projectionsbilder des Körpers auf der Netzhaut.

Betrachtet man z. B. von oben her die abgestumpfte einseitige Pyramide P, Fig. 208, so, dass die Medianebene des Kopfes dieselbe halbirt, so erscheint dem rechten Auge die Pyramide im Bilde r, dem linken Auge im Bilde l. Dem linken Auge erscheint die Seitenfläche $a\,b\,c\,d$ stärker verkürzt als dem rechten Auge die entsprechende Fläche $a_1\,b_1\,c_1\,d_1$. Umgekehrt verhält es sich mit der gegenüberliegenden Seitenfläche. Die abgestumpfte Spitze ist für das rechte Auge nach links, für das linke Auge nach rechts verschoben. Diese beiden ungleichen Netzhautbilder werden aber beim Sehen mit beiden Augen zu einem gemeinsamen körperlichen Bilde vereinigt.

Das Bild r für das rechte Auge entspricht dem Netzhautbilde desselben, ebenso das Bild l dem Netzhautbilde des linken Auges. Beide sind die Projectionen der Netzhautbilder auf die Ebene des Gesichtsfeldes. Der Beweis dafür, dass durch die Combination zweier so

beschaffenen Netzhautbilder die körperliche Wahrnehmung entsteht, geht aus der Anwendung des Stereoskops hervor. Mit Hilfe desselben kann man die beiden Bilder *r* und *l* so betrachten, dass das Bild *r* von dem rechten, das Bild *l* von dem linken Auge gesehen wird und dass beide sich zu einem körperlichen Bilde vereinigen. Das von

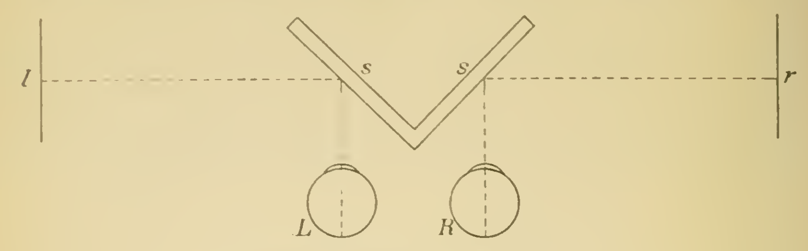


Fig. 209. Stereoskop von Wheastone.

Wheatstone erfundene Stereoskop besteht, Fig. 209, aus zwei Spiegeln *s s*, welche etwa 45° gegen die Axen der Augen *R* und *L* geneigt sind. Ihnen gegenüber bringt man die beiden Bilder *r* und *l* an, so dass das Spiegelbild von *r* vom rechten Auge *R* und das Spiegelbild von *l* vom linken Auge *L* gesehen wird. Die Bilder *r* und *l* müssen in diesem Falle Spiegelbilder derjenigen Bilder sein, welche jedes Auge empfangen soll. Einfacher und gebräuchlicher ist das von Brewster angegebene Stereoskop (Fig. 210). Dasselbe besteht aus zwei mit ihren brechenden Kanten einander zugewendeten Prismen *b b*, durch welche die Augen *R* und *L* nach den Bildern *r* und *l* blicken. Die Strahlen *a b* von beiden Bildern, die von den gleichen Punkten *a* herkommen, werden durch die Prismen so gebrochen, als ob sie von dem Punkte *C* herkämen. Es findet daher eine Deckung der Bilder statt, wobei jedes Auge nur das ihm entsprechende Bild sieht. Die Prismen sind gewöhnlich convex geschliffen, um die Bilder zu vergrössern. Bei Anwendung der Bilder *r* und *l* aus Fig. 208 sieht man daher in der Entfernung *c* eine erhabene Pyramide *p*. Vertauscht man hingegen die beiden Bilder mit einander, so dass sie die Lage Fig. 211 annehmen, so erblickt man eine Hohlpyramide, weil in dieser für das rechte Auge die abgestumpfte Spitze nach rechts, für das linke nach links verschoben erscheint. Aus demselben Grunde erhält man bei stereoskopischer Betrachtung der Fig. 212, *1* das Bild eines erhabenen und der Fig. 212, *2* das eines hohlen Kegels.

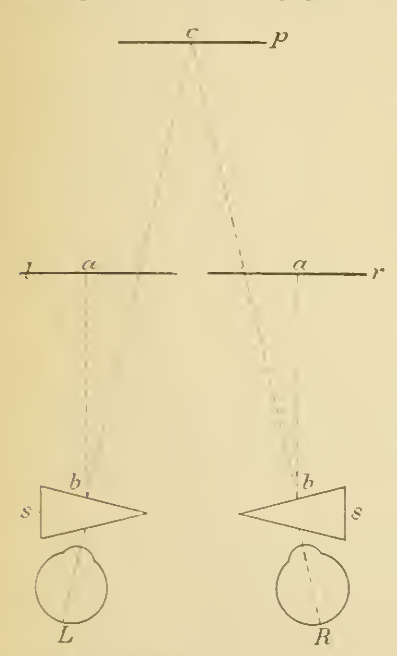


Fig. 210. Stereoskop von Brewster.

Mit einiger Uebung gelingt es, auch ohne Anwendung dieser Apparate die stereoskopischen Bilder zu vereinigen. Zu diesem Zwecke müssen die Augenaxen nahezu parallel gestellt werden, so dass das rechte Auge das Bild r, das linke das Bild l direct anblickt. Dann schieben sich die beiden Bilder nach der Mittellinie zu über einander und vereinigen sich zu einem körperlichen Bilde. Der Versuch wird

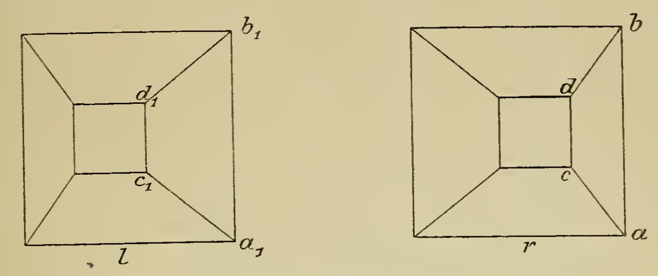


Fig. 211. Hohlpyramide.

erleichtert, wenn man in der Mitte beider Bilder eine kleine Oeffnung anbringt und durch diese mit jedem Auge einen entfernten Punkt fixirt. Da in diesem Falle das Auge auf die Ferne eingestellt ist, so gelingt der Versuch Kurzsichtigen am leichtesten, Normalsichtige und Weitsichtige müssen sich einer Convexbrille bedienen.

Die stereoskopischen Bilder müssen die angegebene gesetzmässige Verschiedenheit besitzen, sie müssen Projectionen der Netzhautbilder

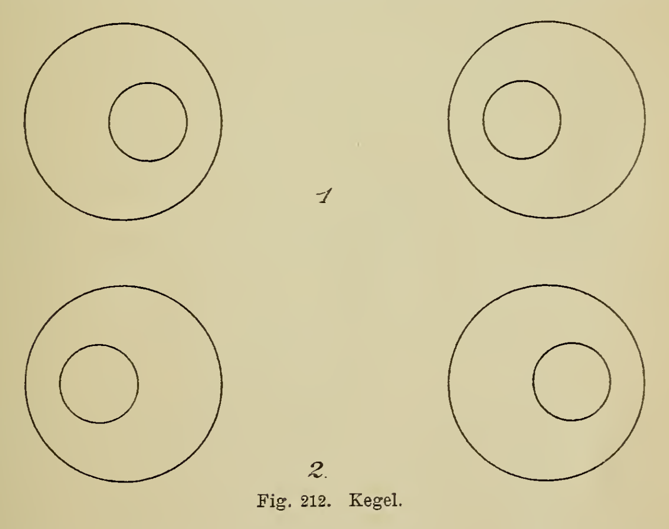


Fig. 212. Kegel.

auf die Bildebene sein, um den Eindruck des Körperlichen hervorzurufen. Sind zwei Bilder einander vollkommen gleich, so vereinigen sie sich im Stereoskop nur zu einem flächenhaften Bilde. Man stellt daher stereoskopische Bilder am leichtesten photographisch her, indem man zwei Bilder von zwei Stellen des Raumes aus aufnimmt. Der Abstand beider Aufnahmen von einander entspricht dem Abstand der beiden Augen beim Sehen.

Die Entstehung der körperlichen Wahrnehmung ist nur zum Theil physiologisch erklärbar. Man hat zwei Ursachen hierfür angenommen. Brücke führte die Wahrnehmung des Raumes und der Tiefendimension auf die Wanderung des Blickpunktes zurück. Wenn der Blickpunkt beider Augen über die Oberfläche eines Körpers hin und her bewegt wird, so wird dabei durch Zu- und Abnahme der Convergenz der Augen die Vorstellung einer grösseren und geringeren Entfernung des gesehenen Punktes hervorgerufen. Durch Combination dieser successiven Eindrücke könnte die Vorstellung des Raumes, der Tiefendimension und des Körperlichen entstehen. Diese Thätigkeit der Augen beim Sehen ist in der That für das Verständniss und die Erkennung des gesehenen Raumes von grosser Wichtigkeit. Auch ein stereoskopisches Bild wird in allen seinen Tiefendimensionen erst deutlich erkannt, wenn wir den Blickpunkt der Augen in allen Richtungen über dasselbe haben wandern lassen. Indessen kann dieser Vorgang allein den Eindruck des Körperlichen noch nicht zur Folge haben. Es ist von Dove gezeigt worden, dass körperliche Wahrnehmung auch schon bei momentaner Beleuchtung stattfinden kann, und zwar in einer so kurzen Zeit, in welcher keine Augenbewegungen gemacht werden können. Dies kann durch momentane Beleuchtung eines Raumes, wobei wir auch körperlich zu sehen glauben, nicht streng bewiesen werden, da wir uns auch beim Sehen mit einem Auge in dieser Hinsicht leicht täuschen. Wenn wir aber einfache stereoskopische Bilder, wie z. B. die einer erhabenen oder einer Hohlpyramide betrachten, so können wir auch bei momentaner Beleuchtung durch den elektrischen Funken erkennen, ob der gesehene Körper ein hohler oder erhabener war. In der Mitte des Gesichtsfeldes, soweit sich dasselbe auf der Macula lutea abbildet, ist der Eindruck des Gesehenen ein körperlicher. In den peripheren Theilen des Gesichtsfeldes ist der Eindruck bei momentaner Beleuchtung ein undeutlicher. Sind die Augen vor der Beleuchtung richtig eingestellt, so treten dabei keine Doppelbilder auf (Helmholtz). Aus diesem Grunde nimmt man als wesentliche Ursache der körperlichen Wahrnehmung die Verschmelzung der Doppelbilder in der Vorstellung an. Es ist aber bisher nicht gelungen, diesen psychischen Akt auf seine physiologischen Bedingungen zurückzuführen.

Welchen Einfluss der Abstand der beiden Augen von einander auf die körperliche Wahrnehmung ausübt, zeigt das von Helmholtz construirte Telestereoskop (Fig. 213). Es seien s und s zwei schräg vor den Augen r und l stehende Spiegel, s_1 und s_2 zwei seitlich stehende Spiegel, welche so aufgestellt sind, dass sie das Bild einer Kugel K nach den Spiegeln s reflectiren. Jedes Auge sieht daher einen solchen Umfang der Kugel, als ob es sich an der Stelle des Spiegels s_1 befände. Beide Augen würden ohne das Instrument zusammen nur den Umfang $a\,c\,a$ wahrnehmen, mit Hilfe des Instrumentes aber nehmen sie den grösseren Umfang $b\,a\,c\,a\,b$ wahr. Die Kugel erscheint daher den Augen wie eine kleinere von derselben scheinbaren Grösse, die den Augen sehr viel näher gerückt ist. Daher erhalten wir von weit gelegenen grossen Objecten, Häusern u. s. w., im Telestereoskop den Eindruck, als ob wir ein Modell derselben in der Nähe betrachteten.

„Pseudoskopische“ Wahrnehmungen nennt man solche, welche ent-

stehen, wenn wir die stereoskopischen Bilder für das rechte und linke Auge vertauschen. Auch diese sind lehrreich für die Theorie des körperlichen Sehens. Durch diese Vertauschung erscheint jeder Punkt, welcher im stereoskopischen Bilde dem Auge näher erscheint als ein anderer, im pseudoskopischen entfernter als dieser. Diese Vertauschung kann nun bei einfachen Figuren einen Sinn geben. Die erhabene Pyramide wird dadurch in eine hohle, der erhabene Kegel in einen hohlen verwandelt. Eine convexe Kugelschaale verwandelt sich hierbei in eine concave; ein Hautrelief verwandelt sich in ein Basrelief. Dagegen geben diese Umkehrungen bei Bildern von Landschaften u. dergl.

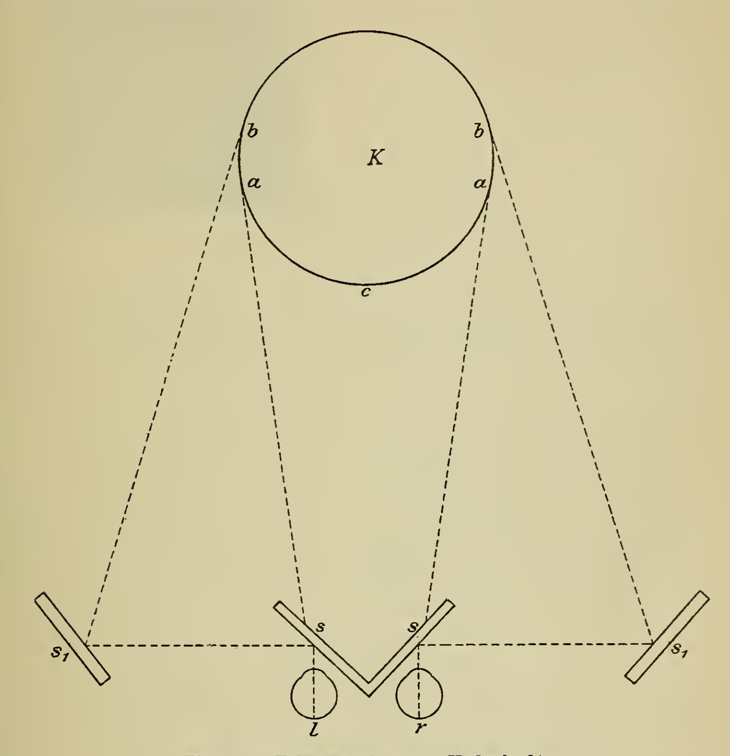


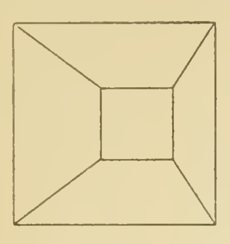
Fig. 213. Telestereoskop von Helmholtz.

keinen unseren Erfahrungen des Sehens entsprechenden Sinn und erzeugen daher einen eigenthümlichen, sinnverwirrenden Eindruck.

Wettstreit der Sehfelder. Glanz. — Beim Sehen mit beiden Augen entsteht neben der körperlichen Wahrnehmung zuweilen auch ein sog. Wettstreit der Sehfelder, wenn die Bilder, welche beide Augen wahrnehmen, nicht gleich hell sind. Dies ist der Fall bei der Wahrnehmung des Glanzes. Wenn man dem einen Auge eine helle, dem anderen eine dunkle Fläche darbietet und die beiden Bilder stereoskopisch vereinigt, so wechselt der Eindruck des Hellen und Dunklen in dem Gesichtsfelde fleckenweis beständig ab, und es entsteht dadurch der Eindruck des Glänzenden. Dove hat gezeigt, dass darauf die Wahrnehmung des Glanzes überhaupt beruht. Betrachten wir z. B. die

schwarze und weisse Pyramide (Fig. 214) mit dem Stereoskop, so glauben wir eine Pyramide von graphitartigem Glanze zu sehen.

Ebenso verhält es sich, wenn wir mit beiden Augen eine glänzende Fläche betrachten. In den beiden Bildern, welche die Augen sehen, stimmen hellere und dunklere Stellen keineswegs überein, da der Reflex sich mit dem Standpunkt des Auges ändert. Daher wird der Glanz, wie der einer beschienenen Wasserfläche, in stereoskopischen Bildern sehr gut wiedergegeben. In allen diesen Fällen tritt ein



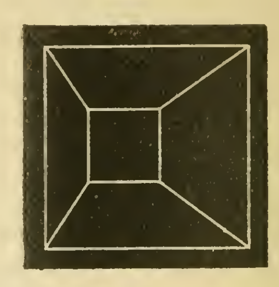


Fig. 214. Wahrnehmung des Glanzes.

sog. Wettstreit der Sehfelder ein, wobei die Aufmerksamkeit sich unregelmässig abwechselnd dem Bilde des einen und dem des anderen Auges zuwendet. Diese Abwechslung scheint den Eindruck des Glanzes hervorzurufen.

Ein Wettstreit der Sehfelder tritt auch auf, wenn man den beiden Augen verschiedenfarbige Flächen darbietet. Hierbei erscheint in unregelmässigem Wechsel die eine Farbe fleckenweise in der andern, ohne dass eine Vermischung der Farben in der Wahrnehmung stattfindet. Dieser Wechsel tritt ganz unwillkürlich ein, doch gelingt es Vielen, die eine oder andere Farbe vorherrschen zu lassen. Einige Beobachter glauben in diesem Falle auch Mischfarben gesehen zu haben.

f) Das Augenmaass.

Vermöge des Augenmaasses sind wir im Stande, Grösse und Richtung der Objecte im Gesichtsfelde zu beurtheilen. Bei der Beurtheilung der Grösse muss man die wirkliche und die scheinbare Grösse unterscheiden. Mit den Augen können wir selbstverständlich nur die scheinbare Grösse direct schätzen. Aus der scheinbaren Grösse aber gewinnen wir ein Urtheil über die wirkliche Grösse aus der Schätzung der Entfernung des Objectes.

Die scheinbare Grösse eines Objectes ist dem Sehwinkel proportional, welchen die von den Endpunkten desselben zum Auge gelangenden Strahlen mit einander einschliessen. Wird ein Punkt des Objectes fixirt, so dass das Auge sich in Ruhe befindet, so wird der Sehwinkel von den beiden äussersten Richtungsstrahlen des Objectes gebildet, welche sich bekanntlich im Knotenpunkte schneiden. Wird dagegen das Auge abwechselnd auf den einen und andern Endpunkt des Objectes gerichtet, so stellen wir die Gesichtslinie oder die mit ihr nahezu zusammenfallende Blicklinie hinter einander auf die Endpunkte

ein. Diese Linien schneiden sich alsdann nicht im Knotenpunkte, sondern im Drehungsmittelpunkte des Auges. Es ist klar, dass diese beiden so construirten Sehwinkel bei entfernten Objecten keinen merklichen Unterschied besitzen; bei nahen Objecten aber kommt dieser Unterschied in Betracht. Wenn bei ruhendem Auge die scheinbare Grösse nach dem Sehwinkel geschätzt wird, so geschieht dies offenbar nur vermöge des Ortssinnes der Netzhaut. Wir sind auf diese Weise im Stande, die Grössen der Objecte wohl zu unterscheiden. Weit vollkommener aber wird die Unterscheidung, wenn dieselbe mittels der Blickbewegung geschieht, indem der Blickpunkt der Augen sich von einem Endpunkte des Objectes zum andern bewegt. Die Schätzung der Grösse geschieht in diesem Falle vermöge des Muskelgefühls derjenigen Muskeln, welche die Drehbewegung des Augapfels ausführen. Hiermit combinirt sich beim Sehen mit beiden Augen zugleich die Schätzung der Entfernung der Objecte vermöge der grösseren oder geringeren Convergenz der Gesichtslinien, so dass sich hieraus das Urtheil über die wirkliche Grösse ergiebt. Kennen wir die wirkliche Grösse der Objecte aus Erfahrung, wie die von Menschen, Häusern u. s. w., so können wir aus der scheinbaren Grösse auf die Entfernung schliessen.

Von E. H. Weber, Fechner und Volkmann sind Beobachtungen über das Unterscheidungsvermögen für Grössen an geraden Linien gemacht worden, indem sie den kleinsten wahrnehmbaren Längenunterschied derselben ermittelten. Volkmann spannte drei feine Fäden senkrecht oder horizontal aus und suchte ihre Distanzen gleich zu machen. Die hierbei gemachten Fehler schwankten etwa zwischen $^1/_{60}$ bis $^1/_{100}$ der absoluten Grösse. Die Unterscheidung ist bei vertikalen Abständen viel unvollkommener als bei horizontalen. Noch ungenauer ist die Vergleichung horizontaler und vertikaler Linien mit einander, und zwar werden vertikale Linien immer für länger gehalten als gleich lange horizontale. Zeichnet man ein Quadrat aus freier Hand, so macht man die Höhe etwa um $^1/_{30}$ bis $^1/_{60}$ kleiner als die Grundlinie (Helmholtz). Wenn das Unterscheidungsvermögen für Grössen hauptsächlich von dem Muskelgefühl abhängig ist, so würde sich daraus nach dem Weber-Fechner'schen Gesetz erklären, dass die Fehlergrössen den absoluten Grössen der Distanzen proportional sind.

Täuschungen der Grössenwahrnehmung treten nicht selten auf. Beim Sehen mit einem Auge täuschen wir uns über die wirkliche Grösse häufig, da wir die Entfernung der Objecte nicht gehörig beurtheilen können. Ein dicht vor dem Auge vorbeifliegendes Insect erscheint gegen den Himmel projicirt die Grösse eines Raubvogels zu haben. Wenn wir beim Betrachten eines entfernten Gegenstandes stark auf die Nähe accommodiren, so erscheint uns derselbe kleiner, weil wir ihn bei derselben scheinbaren Grösse in die Ebene verlegen, auf welche wir accommodiren.

Beim Sehen mit beiden Augen tritt ferner eine Täuschung über die Entfernung bei dem sog. Tapetenphänomen auf. Blickt man auf eine gleichmässig gemusterte Tapete oder auf ein kleinmaschiges Gitter, so findet auch bei anderen Convergenzstellungen der Augen, als der wirklichen Entfernung des Objectes entspricht, ein Decken der gleichartigen Bilder beider Augen statt. Wir verlegen dann das Object

in grössere oder geringere Entfernung und halten dasselbe dementsprechend für grösser oder kleiner, als es in Wirklichkeit ist.

Mehr psychologischer Natur ist die Ursache der Täuschung über die Grössenverhältnisse bei folgenden Wahrnehmungen:

Der auf- oder untergehende Mond erscheint viel grösser als der im Zenith stehende, wie es scheint aus dem Grunde, weil wir ihn am Horizont mit bekannten Grössen, neben denen er steht, wie Häusern u. dergl., vergleichen können, im Zenith aber nicht.

Das Himmelsgewölbe erscheint uns nicht als Halbkugel, sondern als flache Kugelschaale, weil wir nach dem Horizont hin einen Maassstab für die Schätzung der Entfernung besitzen, nach dem Zenith hin dagegen nicht. Dass gleich hohe Wolken am Horizont in der That entfernter sind als im Zenith, kann nicht viel dazu beitragen, da uns der wolkenlose Himmel und der Sternhimmel ebenso erscheinen.

Eine Täuschung unseres Urtheils über die Grösse entsteht auch bei den in Fig. 215 gezeichneten Quadraten. Das durch horizontale Linien getheilte Quadrat *a* erscheint höher als breit, das durch senkrechte Linien getheilte Quadrat *b* dagegen breiter als hoch. Auch beim

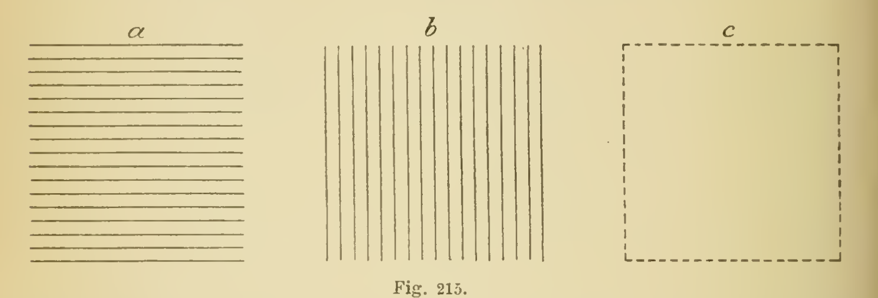


Fig. 215.

Vergleich mit dem leeren Quadrat *c* sind diese Unterschiede auffallend. Das Quadrat *c* selbst erscheint an sich schon etwas höher als breit, da wir, wie oben bemerkt, senkrechte Linien für länger halten als gleiche horizontale, doch erscheint *a* noch höher als *c*. Die Ursache dieser Täuschung führt man darauf zurück, dass wir in der Richtung der Theilung einen Anhaltspunkt für die Messung haben, in der andern Richtung nicht. Die Summe der einzelnen Theile halten wir daher für grösser als das ungetheilte Ganze.

Die Richtung im Gesichtsfelde beurtheilen wir ebenfalls bei ruhendem Auge allein vermöge des Ortssinnes der Netzhaut, noch genauer aber, wenn die Blickbewegung mit zu Hilfe genommen wird. Bei der letzteren Thätigkeit spielt das Muskelgefühl wiederum eine gewisse Rolle, da jede Richtung der Blickbewegung eine andere Combination der mitwirkenden Muskeln und verschiedene Stärke ihrer Betheiligung erfordert. Auch im dunklen Gesichtsfelde haben wir vermöge des Muskelgefühls eine Empfindung von der Grösse und Richtung der Augenbewegungen; doch kann nur im hellen Gesichtsfelde durch den Ortssinn der Netzhaut eine genaue Controlle über den Erfolg der Bewegung stattfinden. Man untersucht das Augenmaass für die Richtung, indem man zu einer geraden Linie eine Parallele zieht, oder zwei gleiche Winkel aus freier Hand construirt, oder auf einer Linie eine

Senkrechte errichtet. Wir vermögen mit ziemlicher Genauigkeit zu entscheiden, ob zwei Linien einander parallel sind. Nach Helmholtz werden hingegen spitze Winkel für zu gross, stumpfe für zu klein gehalten. Beim Errichten eines Lothes auf einer horizontalen Linie weicht dasselbe beim Sehen mit dem rechten Auge etwa 1^0 nach rechts, mit dem linken ebensoweit nach links ab.

Sehr eigenthümlich ist die Täuschung über die Richtung der parallelen Linien (Fig. 216), welche von schrägen parallelen Querlinien durchkreuzt sind (Zöllner). Die parallelen Linien scheinen nach der Richtung hin zu divergiren, nach welcher die Querlinien convergiren und umgekehrt. Noch stärker wird die Täuschung, wenn die parallelen Linien schräg unter 45^0 gegen die Horizontale gerichtet werden. Man hat verschiedene Erklärungen hierfür gegeben. Zöllner meinte, dass die Richtung der Querlinien gleichsam das Urtheil über die Richtung der parallelen Linien beeinflusse. Helmholtz giebt an, dass die Täuschung bei momentaner Beleuchtung nicht oder nur in sehr geringem Maasse vorhanden sei, die Ursache derselben also in den Augenbewegungen liege. Wenn der Blickpunkt bei der Verfolgung der parallelen Linien in der Richtung der schrägen Linien unbewusst abgelenkt wird, so muss ihre Richtung der der schrägen entgegengesetzt erscheinen.

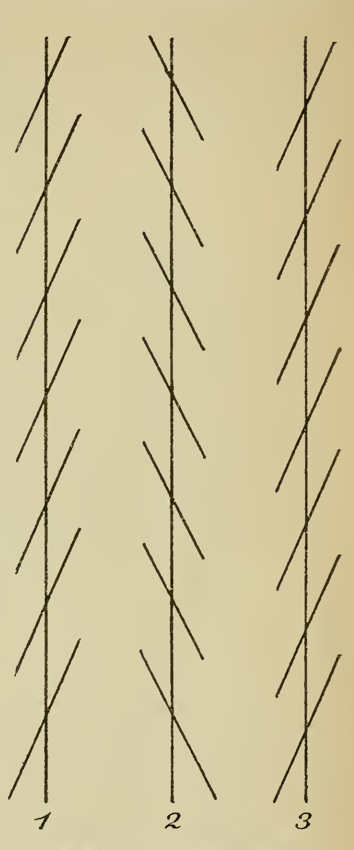


Fig. 216. Zöllner'sche Figur.

Die Grösse und Richtung von Bewegungen der Objecte im Gesichtsfelde beurtheilen wir ebenfalls vermöge des Ortssinnes der Netzhaut und durch die Wanderung des Blickpunktes, welcher den Objecten zu folgen sucht. Wenn wir willkürliche Augenbewegungen machen, so erscheinen uns die ruhenden Objecte im Gesichtsfelde immer in derselben absoluten Lage des Raumes. Dagegen treten Scheinbewegungen im Gesichtsfelde auf, sobald unwillkürliche Bewegungen der Augäpfel stattfinden. Wenn wir z. B. den Augapfel mit den Fingern passiv nach der einen oder andern Richtung verschieben, so bewegen sich im Gesichtsfelde dieses Auges die Objecte scheinbar, da sich ihre Bilder auf der Netzhaut verschieben. Scheinbewegungen des Gesichtsfeldes treten beim Drehschwindel auf, bei welchem sich die Objecte nach der der Drehung entgegengesetzten Richtung zu bewegen scheinen (s. S. 536). Dabei beobachtet man zuckende unwillkürliche Augenbewegungen (Nystagmus), welche dadurch zu entstehen scheinen, dass das Auge beim schnellen Drehen sich ruckweise in der Richtung des Drehens bewegt, weil es jeden fixirten Punkt eine kurze Zeit festzuhalten

sucht. Der beim galvanischen Durchströmen des Kopfes entstehende Schwindel ist ebenfalls mit einer Scheinbewegung im Gesichtsfelde verbunden und auch von Nystagmus der Augäpfel begleitet (s. S. 536). Wenn wir ferner sich schnell bewegende Körper mit den Augen verfolgen, so scheinen die dahinter oder daneben befindlichen Objecte eine entgegengesetzte Bewegung zu machen. Dies ist besonders auffallend beim Betrachten eines Wasserfalles, wobei die dahinter oder daneben liegenden Gesteinsmassen in die Höhe zu steigen scheinen. Die Ursache dieser Täuschung scheint ebenfalls in den ruckartigen Augenbewegungen zu liegen, mit denen wir das fallende Wasser verfolgen. Die Uebertragung der Bewegung eines vorbeifahrenden Eisenbahnzuges auf einen stillstehenden, in dem man sich befindet, ist wohl nur eine Täuschung des Urtheils.

C. Der Gehörssinn.

Die Gehörsempfindungen werden durch Erregungen des Gehörnervenapparates hervorgerufen. Bei der Wahrnehmung des Schalles geschieht dies dadurch, dass die Schallwellen den Endapparaten des Nervus acusticus im inneren Ohre zugeleitet werden, welche die Fasern des Nerven in Erregung versetzen. Die Fasern des Hörnerven können ebensowenig durch Schall gereizt werden wie die motorischen Fasern; denn nach Zerstörung des inneren Ohres, wie nach Durchtrennung der Hörnerven tritt absolute Taubheit ein (s. S. 557). Dem Hörnerv kommt nach dem Gesetz von der specifischen Energie der Nerven die Funktion zu, in seinen ihm zugehörigen Centren Gehörsempfindungen auszulösen. Dies geschieht, wie wir voraussetzen dürfen, in den ihm zugeordneten Centren der Hirnrinde (s. S. 524). Da nicht nur der Schall durch Reizung der Endapparate im Ohr, sondern auch jeder andere allgemeine Nervenreiz, welcher auf einen Theil des Hörnervenapparates einwirkt, Gehörsempfindungen auslöst, so haben wir dieselben in objective und subjective einzutheilen.

Bau des Gehörorgans. — Das Gehörorgan besteht 1. aus dem äusseren Ohr mit dem Gehörgang, 2. der Trommel- oder Paukenhöhle (mittleres Ohr), 3. dem Labyrinth (inneres Ohr). Fig. 217 giebt eine schematische Uebersicht über den Zusammenhang seiner Theile.

Der äussere Gehörgang beginnt an der Ohrmuschel mit einer trichterförmigen Erweiterung, besitzt in seiner Mitte eine kleine Verengerung und wird innen von dem Trommelfell begrenzt. Das äussere Drittel wird von knorpeligen, die inneren zwei Drittel werden von knöchernen Wandungen gebildet. Seine Länge beträgt 2—2,7 cm, seine Weite 8—9 und 6—7 mm. Das Trommelfell ist eine runde Membran von $^1/_{10}$ mm Dicke, welche über den Annulus tympanicus ausgespannt ist. Seine äussere Fläche ist schräg unter 45° nach unten und etwas nach vorn gerichtet. Es besitzt durch die Verbindung mit dem Hammergriff eine trichterförmige Einstülpung nach Innen. Der kleine Fortsatz des Hammers stülpt am oberen Rande das Trommelfell etwas nach Aussen. Die Fläche des Trichters ist in radiärer Richtung, von der tiefsten Stelle, dem Umbo, nach der Peripherie hin, aussen convex

gekrümmt. Das Trommelfell besteht aus einem sehr festen Gewebe elastischer Fasern, welche in circulärer und radiärer Richtung angeordnet sind; es vermag einen hohen Druck auszuhalten.

Die Paukenhöhle besitzt eine flache Gestalt; sie wird aussen vom Trommelfell, innen von den knöchernen Wandungen des Labyrinths begrenzt und geht nach unten und vorn in die Tuba Eustachii über,

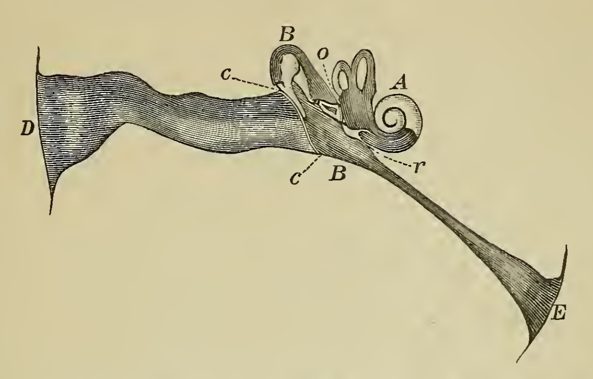


Fig. 217. Gehörorgan (schematisch nach Helmholtz): *D* Gehörgang, *cc* Trommelfell, *BB* Trommelhöhle mit Gehörknöchelchen, *o* Fenestra ovalis, *r* Fenestra rotunda, *A* Schnecke, *E* Tuba Eustachii.

welche in die Rachenhöhle mündet. Im Innern der Paukenhöhle befinden sich die drei Gehörknöchelchen, der Hammer, der Ambos, der Steigbügel, welche die Verbindung des Trommelfells mit dem Labyrinth herstellen (Fig. 218 und 219). Der Griff des Hammers

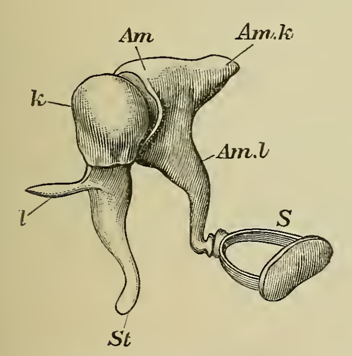


Fig. 218. Gehörknöchelchen: *k* Kopf des Hammers, *St* Hammerstiel, *l* langer Fortsatz (Process. folian.) des Hammers, *Am* Ambos, *Am.k.* kurzer, *Am.l.* langer Fortsatz desselben, *S* Steigbügel.

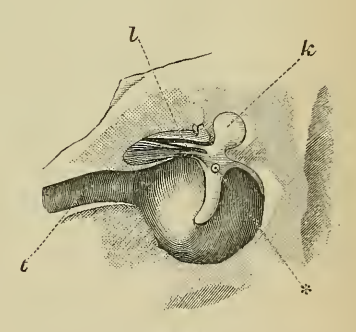


Fig. 219. Trommelfell und Hammer von innen: *k* Kopf, *l* langer Fortsatz, * Insertion des M. tensor tympani, *t* Tuba Eustachii.

ist mit dem Trommelfell verwachsen, der Kopf des Hammers überragt das Trommelfell und ist durch ein Gelenk mit dem Ambos verbunden. Vom Halse des Hammers gehen zwei Fortsätze ab; der lange Fortsatz, Processus folianus, ist nach vorn gerichtet und durch Bandmasse mit der Wand der Trommelhöhle verbunden. Der kurze Fortsatz wendet sich gegen den oberen Rand des Trommelfells. Das Ligamentum

mallei superius geht von der Trommelhöhlenwand senkrecht herab zum Hammerkopf; es erhält den Hammerkopf in seiner Lage und verhindert zu grosse Excursionen desselben. Das Ligamentum mallei anterius geht von der Spina tympanica posterior zum Halse des Hammers. Der Ambos hat die Gestalt eines zweiwurzligen Backzahnes. Der Körper des Ambos articulirt durch eine Gelenkfläche mit dem Kopf des Hammers. Der kurze Fortsatz ist horizontal nach hinten gerichtet und befestigt sich durch Bandfasern an der hinteren Wand der Trommelhöhle. Der lange Fortsatz des Ambos steigt fast parallel mit dem Hammergriff abwärts und ist an seinem verschmälerten Ende nach Innen gebogen, wo das kleine Os lenticulare (Sylvii) aufsitzt, durch welches er mit dem Steigbügel articulirt. Das Gelenk zwischen Hammer und Ambos ist ein Sperrgelenk; seine Flächen sind so gerichtet, dass sie auf einander gepresst werden, wenn der Kopf des Hammers nach Aussen bewegt wird, bei der umgekehrten Bewegung aber sich von einander abheben. Der Steigbügel articulirt durch sein Köpfchen mit dem Os lenticulare. Die Fussplatte desselben ist mit der Membran des ovalen Fensters verwachsen.

In der Paukenhöhle befinden sich zwei Muskeln. Der Musculus tensor tympani entspringt an der äusseren Wandung der Tuba Eustachii; seine Sehne schlingt sich in der Paukenhöhle um den Processus cochleariformis und setzt sich in senkrechter Richtung an den Hammerstiel unterhalb des Hammerhalses an. Der Musculus stapedius entspringt aus der Eminentia pyramidalis an der hinteren Wand der Paukenhöhle und sendet seine Sehne horizontal nach vorn zum Köpfchen des Steigbügels.

An der hinteren oberen Wand steht die Paukenhöhle mit den Lufträumen des Process. mastoideus in Verbindung. Die innere Fläche der Höhle ist mit flimmernden Epithelzellen ausgekleidet.

Das knöcherne Labyrinth steht mit der Trommelhöhle durch die Fenestra ovalis und Fenestra rotunda in Verbindung. Die erstere ist durch die Steigbügelplatte und eine Membran verschlossen, die zweite durch die Membrana secundaria. In dem knöchernen Labyrinth befindet sich das den knöchernen Wandungen anliegende häutige Labyrinth, welches mit der Endolymphe erfüllt ist und die Endapparate des N. acusticus trägt. Beide zerfallen in den Vorhof, die Schnecke und die halbzirkelförmigen Canäle oder Bogengänge.

1. Die Schallleitung im Ohre.

Luftleitung und Knochenleitung. — Die Schallleitung im Ohre zerfällt seiner Einrichtung nach in die Leitung durch das äussere Ohr, durch den Trommelhöhlenapparat und durch die Abschnitte des Labyrinths bis zu den schallpercipirenden Nervenenden. Diesen Leitungsweg, bei welchem die Schallwelle durch das äussere Ohr und die Trommelhöhle zum Labyrinth gelangt, nennt man die Luftleitung. Es giebt aber für die Schallwelle noch einen zweiten directen Weg zum Labyrinth, die Knochenleitung, wenn die Kopfknochen den Schall zuführen. Beim gewöhnlichen Hören in der Luft findet fast

ausschliesslich Luftleitung statt, da die Uebertragung des Schalles aus der Luft auf feste Körper nur in sehr schwachem Maasse geschieht. Wenn aber ein tönender Körper an die Kopfknochen angedrückt wird, z. B. eine tickende Uhr oder eine angeschlagene Stimmgabel an die Schädelknochen, an den Process. mastoid. gedrückt oder zwischen die Zähne genommen wird, so hört man den Ton sehr deutlich. Bei den Fischen, deren Gehörorgan nur aus dem durch Knochen oder Knorpel eingeschlossenen Labyrinth besteht, ist das Hören nur durch Knochenleitung möglich, indem die Schallwelle aus dem Wasser direct dem Labyrinth zugeleitet wird. Es ist nachgewiesen, dass bei der Knochenleitung auch der Trommelhöhlenapparat in Mitschwingung geräth (Rinne). Wenn man sich beim Hören durch Knochenleitung die Gehörgänge zustopft, so verstärkt sich der Schall, weil die Schwingungen des Trommelfelles reflectirt werden (Mach). Beim Zustopfen eines Ohres wird der Ton nur auf diesem stärker gehört. Die Wahrnehmung durch Knochenleitung von den Zähnen aus ist eine schwächere als durch Luftleitung, denn wenn eine zwischen die Zähne genommene Stimmgabel eben verklingt, wird sie vor das Ohr gehalten noch gehört (Rinne). Beim Aufsetzen der tönenden Körper auf den Proc. mastoid. wird jedenfalls die Luft in der Trommelhöhle und das Trommelfell in Mitschwingung versetzt (Politzer, Lucae). Manche meinen daher, dass ein Hören durch directe Knochenleitung allein beim Menschen nicht stattfinde, sondern dass dabei immer der Trommelhöhlenapparat in Mitschwingung versetzt werde (cranio-tympanales Hören). Von theoretischem Gesichtspunkte aus ist es indess sehr wahrscheinlich, dass auch die direct durch den Knochen dem Labyrinth zugeleitete Welle wahrgenommen wird, zumal dies doch bei den Wasserthieren geschieht.

Wenn die Luftleitung im äusseren und mittleren Ohr unterbrochen ist, so kann noch ein Hören durch Knochenleitung vorhanden sein, so lange das Labyrinth noch normal funktionirt.

Das äussere Ohr. — Beim Hören in der Luft hat die Ohrmuschel die Aufgabe, die anlangenden Schallwellen zu sammeln und sie dem Gehörgang zuzuleiten. Bei Weitem besser als beim Menschen erfüllt diese Aufgabe die trichterförmig gestaltete Ohrmuschel vieler Säugethiere, welche die Schallwellen wie ein Hörrohr sammelt und in den Gehörgang reflectirt. Auch sind beim Menschen die äusseren Ohrmuskeln, welche bei Thieren die Ohren nach verschiedenen Richtungen einstellen können, ohne Bedeutung für das Hören, da sie die Ohrmuschel nur wenig zu bewegen vermögen. Dass die Ohrmuschel beim Menschen nur einen geringen Einfluss auf die Deutlichkeit der Gehörswahrnehmungen besitzt, geht daraus hervor, dass auch nach ihrem Verlust das Hören nicht merklich beeinträchtigt ist, ebensowenig wenn man sie mit einer weichen Masse bedeckt, nachdem man ein Rohr in den Gehörgang gesenkt hat. Wenn auch die Leistung der Ohrmuschel beim Hören, wie es scheint, nur eine geringe ist, so dürfte sie doch wohl nicht ganz ohne Bedeutung sein. Rinne fand, dass nach Ausfüllung der Ohrmuschel mit einer weichen Masse das Ticken einer Uhr nicht so weit gehört wurde, als mit freier Ohrmuschel. Ferner lehrt die Erfahrung, dass wir besser hören, wenn wir die Hohlhand hinter die Ohrmuschel ansetzen. Eine Neigung der Ohrmuschel von

40° gegen die Kopffläche ist am günstigsten für die Reflexion in den Gehörgang.

Durch den **Gehörgang** werden die Schallwellen mit fast ungeschwächter Intensität bis zum Trommelfell geleitet, indem sie an den Wänden reflectirt werden. Auch beim Hören durch ein langes Rohr, welches in den Gehörgang gesteckt ist, ist die Schallempfindung nicht wesentlich schwächer, als wenn der tönende Körper vor das Ohr gehalten wird. Die Krümmungen im ersten Drittel des Gehörganges können die Fortleitung der Wellen nicht merklich beeinträchtigen, haben aber vielleicht den Nutzen, das Eindringen von Staub und anderen schädlichen Fremdkörpern zu erschweren. Auch den Härchen am Eingange des Gehörganges wird eine ähnliche Schutzwirkung zugeschrieben. Das abgesonderte Ohrenschmalz scheint die Haut des Gehörganges vor Austrocknung zu schützen.

Die Luftleitung findet nur durch die Luft des Gehörganges hindurch statt. Wenn man die Gehörgänge fest zustopft, so wird eine dicht vor das Ohr gehaltene tickende Uhr oder eine tönende Stimmgabel nicht gehört. Auch wenn man unter dieser Bedingung den tönenden Körper an die Ohrmuschel anlegt, wird der Schall nicht vernommen*), woraus hervorgeht, dass der Knorpel der Ohrmuschel und des Gehörganges den Schall nicht merklich leitet. Daraus muss man auch schliessen, dass die Ohrmuschel und der Gehörgang die aus der Luft anlangenden Schallwellen nicht durch ihre Gewebe hindurch zum Trommelfell leiten können, was von Harless behauptet worden ist.

Durch Einstellung des Gehörganges in verschiedene Richtungen vermittels der Kopfbewegung sind wir im Stande, die **Schallrichtung** zu beurtheilen. Ist der Gehörgang in der Schallrichtung eingestellt, so ist der Schall am stärksten. Beim Hören mit beiden Ohren können wir daher auch ohne Kopfbewegung gut beurtheilen, ob der Schall von rechts oder von links kommt, da er auf dem der Schallquelle zugewendeten Ohr stärker gehört wird als auf dem anderen. Sehr viel unsicherer ist, ohne Kopfbewegungen zu machen, das Urtheil über die Schallrichtung von vorn und von hinten und noch unsicherer über die Richtung von oben und unten. Ed. Weber meinte, dass wir die Schallrichtung von vorn und hinten mit Hilfe der Ohrmuschel unterscheiden könnten, indem wir durch die sensiblen Nerven derselben fühlten, ob ihre vordere oder hintere Fläche von den Schallwellen getroffen würde. Diese Ansicht ist wohl schon aus dem Grunde unhaltbar, weil wir nach Zustopfung der Gehörgänge gar keine Empfindung solcher Art merken. Dagegen ist es denkbar, dass die Resonanz der Schallwellen in der Ohrmuschel eine andere ist, je nachdem die vordere oder hintere Fläche direct getroffen wird. Raleigh giebt an, dass man bei mit Geräuschen verbundenem Schall, wie bei der Sprache, die Richtung von vorn und hinten wohl unterscheiden könne, nicht aber bei einfachen Tönen von Stimmgabeln. Dies würde, wie ich glaube, dafür sprechen, dass die Klangfarbe des zusammengesetzten Schalles sich bei der Richtung von vorn und hinten durch Resonanz in der Ohrmuschel ändert, während dies beim einfachen Tone nicht

*) Hierbei muss man vermeiden, die Ohrmuschel an den Kopf anzudrücken.

stattfinden kann*). Die uns aus der Erfahrung bekannten Schallklänge werden daher je nach ihrer Richtung von vorn und hinten einen andern Charakter tragen. Auch werden sie überhaupt bei der Richtung von hinten etwas gedämpfter erscheinen.

Auf diese Erklärung möchte ich auch ein von Ed. Weber beschriebenes Experiment zurückführen. Wenn man in einem Zimmer die Hohlhände nach hinten gewendet vor das Ohr an den Kopf legt und spricht, so hat man die Empfindung, als ob der Schall von hinten käme. Ed. Weber meinte, dass in diesem Falle die Haut der Hohlhand die Richtung der von hinten her reflectirten Schallwellen empfände. Viel einfacher erklärt sich der Versuch daraus, dass die vorgehaltene Hand die Resonanz der von vorn kommenden Wellen in der Ohrmuschel schwächt.

Helmholtz hat bemerkt, dass der sehr hohe Eigenton des Gehörganges beim Klang hoher Töne dieselben durch Resonanz verstärkt.

Der Trommelhöhlenapparat. Das Trommelfell und die Gehörknöchelchen. — Das Trommelfell wird durch die zugeleiteten Schallwellen in transversale Schwingungen versetzt und überträgt dieselben vermittels der drei Gehörknöchelchen auf die Membran des ovalen Fensters. Mit einer jeden am Trommelfell anlangenden Luftverdichtung schwingt dasselbe nach Innen, mit jeder Luftverdünnung nach Aussen.

Die Gehörknöchelchen bilden ein leicht bewegliches, um eine gemeinsame Axe drehbares System fester Körperchen, welche wegen ihrer Kleinheit nur ein sehr geringes Trägheitsmoment haben. Die gemeinsame Drehaxe geht nach den Untersuchungen von Helmholtz durch den Hals des Hammers und zwar durch den Processus folianus und den unteren Theil des Hammer-Ambosgelenkes. Diese Axe wird durch die Bandmasse, welche die Ligamenta mallei bilden, in ihrer Lage erhalten, ist daher von Helmholtz das Axenband des Hammers genannt worden. Das Axenband erhält den Hammer auch in seiner Lage, wenn die anderen Knöchelchen fortgenommen werden. Wenn demnach der Hammergriff mit dem Trommelfell nach Innen schwingt, geht der Kopf des Hammers nach Aussen. Bei dieser Bewegung greifen die Sperrzähne des Hammer-Ambosgelenkes in einander und drehen den Ambos ebenfalls um das Axenband des Hammers. Diese Axe geht nach hinten durch den Körper des Ambos hindurch. Der kurze Fortsatz des Ambos liegt etwas nach Innen und Oben von dieser Axe. Der Körper des Ambos dreht sich daher mit dem Hammerkopf zugleich nach Aussen, während der lange Fortsatz des Ambos

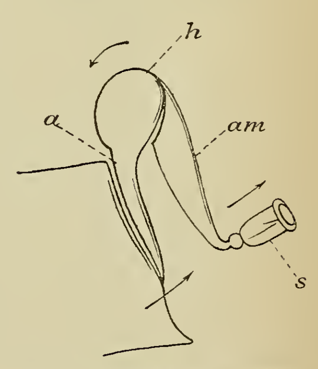


Fig. 220. Schwingung der Gehörknöchelchen.

*) Ich habe gelegentlich ähnliche Beobachtungen gemacht. Bei Anwendung einer gedeckten Lippenpfeife, die einen nahezu einfachen Ton giebt, habe ich die Schallrichtung von vorne und hinten im Freien nicht unterscheiden können, wohl aber beim Anblasen einer Zungenpfeife.

mit dem Hammerstiel zugleich nach Innen schwingt. Bei dieser Bewegung wird demnach die Platte des Steigbügels in das ovale Fenster hineingedrängt. Fig. 220 giebt schematisch die Lage der Gehörknöchelchen zu einander und die Richtung der Schwingungen um die gemeinsame Axe *a* an. Die Richtung der Schwingungen ist durch Pfeile ausgedrückt.

Die Gehörknöchelchen pflanzen demnach den Schall nicht als ruhende feste Körper durch Schwingungen ihrer Massentheilchen fort, sondern schwingen in toto, indem sie einen Winkelhebel bilden, dessen einer Arm von der Axe durch den Hammergriff und dessen anderer Arm von der Axe zur Spitze des langen Fortsatzes des Ambos geht. Dass Schwingungen um das Axenband stattfinden, lässt sich am Präparat bei geöffneter Trommelhöhle durch Einstellung eines Mikroskops auf leuchtende Punkte des Hammerkopfes nachweisen, wenn man einen Ton in den Gehörgang hineinbläst (Buck, Helmholtz). Bei den Vögeln wird die Schwingung des Trommelfells durch ein stabförmiges Knöchelchen, die Columella, auf das ovale Fenster übertragen.

Das Trommelfell verhält sich bei seinen Schwingungen wesentlich anders, als eine freie, flach ausgespannte Membran. Eine solche Membran, wie z. B. die einer Trommel, giebt, wenn sie angeschlagen wird, einen bestimmten Ton, dessen Höhe bei derselben Membran von ihrer Grösse und Spannung abhängt. Die Schwingungszahl des Tones nimmt mit der Grösse ab, mit der Spannung zu. Um eine solche Membran in Mitschwingung zu versetzen, muss man ihren Eigenton erklingen lassen. Weichen aber die erzeugten Töne in ihrer Höhe erheblich von dem Eigenton der Membran ab, so bleibt die Membran in Ruhe. Eine jede freie Membran von gleichförmiger Spannung reagirt also nur auf ihren Eigenton. Verhielte sich das Trommelfell ebenso, so würden wir nur den Eigenton desselben deutlich wahrnehmen. Die Erfahrung lehrt aber, dass wir die Töne einer grossen Skala von etwa 60 bis 4000 Schwingungen in der Secunde fast gleich gut hören, und daraus folgt unmittelbar, dass das Trommelfell mit dem gesammten Trommelhöhlenapparat so eingerichtet ist, dass es durch Töne von sehr verschiedener Schwingungszahl in Mitschwingungen von fast gleicher Stärke versetzt wird. Helmholtz hat gezeigt, dass diese wichtige Eigenschaft dem Trommelfelle namentlich durch seine trichterförmige Gestalt verliehen wird. Eine trichterförmig gestaltete Membran besitzt nicht an allen Stellen eine gleichförmige Spannung. Haben wir z. B. eine über eine Röhre befestigte Kautschukmembran und stülpen dieselbe, indem wir den Finger in ihrem Mittelpunkte aufdrücken, trichterförmig ein, so ist ihre Spannung im Mittelpunkte am grössten und nimmt von dort bis zur Peripherie continuirlich ab. Dies folgt schon unmittelbar aus dem Umstande, dass sie bei sehr starker Dehnung im Mittelpunkte reisst. Eine Folge der ungleichförmigen Spannung ist ferner, dass sich die Fläche der Membran in der Richtung der Radien nach Aussen wölbt, ganz so, wie wir es am Trommelfall sehen (Fig. 220). Wenn man daher annimmt, dass das Trommelfell in Folge seiner trichterförmigen Gestalt, die durch die Befestigung am Hammergriff entsteht, eine ungleichförmige, vom Centrum zur Peripherie abnehmende Spannung erhält, so wird es sich akustisch wie solche Membranen erweisen. Helmholtz hat an dem in

Fig. 221 abgebildeten Monochord mit trichterförmiger Membran beobachtet, dass eine solche Membran in der That durch eine grosse Reihe von Tönen verschiedener Schwingungszahl in Mitschwingung versetzt wird. Die trichterförmige Membran *M* aus Thierblase ist über das Rohr *R* gespannt und durch den Stab *St* mit der ausgespannten Violinsaite *S* verbunden. Man stimmt die Saite durch Verschiebung eines Steges auf den Ton einer Stimmgabel ab, ebenso auch den Luftraum des Rohres *R* durch Aus- und Einziehen desselben und sieht nun, dass die Saite durch die angeschlagene und vor das Rohr gehaltene Stimmgabel in deutliche Mitschwingung versetzt wird, was man daran erkennt, dass ein leichtes aufgesetztes Papierreiterchen abgeworfen wird. Dies geschieht beim Ertönen einer grösseren Zahl von Stimmgabeln verschiedener Tonhöhe, wenn man jedesmal Saite wie Rohr auf dieselben abgestimmt hat. Die trichterförmige Membran überträgt also vermöge ihrer verschiedenen Spannung eine grosse Reihe von Tönen aus der Luft gleich gut auf feste Körper, wie es das Trommelfell thut. Der Stab *St* ist hierbei den Gehörknöchelchen

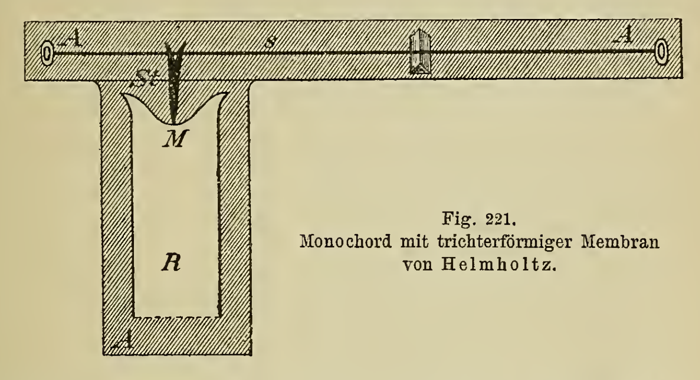


Fig. 221.
Monochord mit trichterförmiger Membran von Helmholtz.

zu vergleichen, die Saite den mitschwingenden Apparaten des inneren Ohres. Auch überträgt die Membran in umgekehrter Richtung den Ton sehr kräftig von der Saite auf die Luft, wenn wir die Saite anstreichen.

Dem Trommelfell kommt demnach ein bestimmter, durch Spannung erzeugter Eigenton nicht zu. Von Bedeutung ist ausserdem die Belastung des Trommelfells sowohl durch die Gehörknöchelchen, als auch durch das von diesen in Bewegung gesetzte Labyrinthwasser. Diese Belastung wirkt in ähnlichem Sinne dämpfend auf jede Eigenschwingung des Trommelfells ein, wie die Berührung des Dämpfers mit der schwingenden Saite eines Klaviers. Aus diesem Grunde zeigt das Trommelfell keinerlei merkliche Nachschwingungen. Das Ohr besitzt eine sehr vollkommene Dämpfung. Wäre dies nicht der Fall, so würde jeder Ton merkliche Zeit im Ohr nachklingen, und eine schnelle Folge von Tönen und Klängen würde schlecht wahrgenommen werden. Das Ohr besitzt aber einen so hohen Grad von Dämpfung, dass wir im Stande sind, etwa zehn verschiedene Töne in einer Secunde zu unterscheiden. Diese schnelle Dämpfung des Trommelfells wird, wie mir scheint, weniger durch die Gehörknöchelchen, als durch die Dämpfung der Wellen im Labyrinthwasser herbeigeführt.

Man ist in neuerer Zeit zu der Ueberzeugung gekommen, dass

die Schwingungen des Trommelhöhlenapparates zu den sog. erzwungenen Schwingungen gehören. Darunter versteht man in der Physik Schwingungen leicht beweglicher elastischer Körper oder Systeme durch periodische Stösse von beliebiger Schnelligkeit. Hierzu gehören die Schwingungen der eisernen Telephonplatten und des Edisonschen Phonographen, in welchem eine Glas- oder Glimmerplatte in Schwingung versetzt wird. In diesen Instrumenten nehmen die in Schwingung versetzten Körper verschiedene Perioden von Schwingungen an und geben daher alle erdenklichen Klänge und Geräusche, sowie die menschliche Sprache gut wieder. Aehnlich scheint es sich mit dem Trommelhöhlenapparat zu verhalten. Ein grosser Vorzug desselben besteht ausserdem darin, dass seine Masse eine verhältnissmässig sehr geringe ist, so dass er bereits durch Schwingungen von sehr geringer Kraft in Mitbewegung versetzt wird.

Die Excursionen des Trommelfells sind nicht wie bei einer flach ausgespannten Membran in der Mitte, sondern in dem mittleren Abschnitt zwischen Umbo und Peripherie am grössten. Das in radiärer Richtung segelartig nach Aussen convex gestaltete Trommelfell ist an seinem Umbo durch die Befestigung mit dem Hammergriff in der Weite der Excursionen beschränkt. Die zugeleiteten Schallwellen versetzen daher die Wände des Trichters in grössere Schwingungen als den Umbo. Indem sich aber die Schwingungen von allen Punkten des Trommelfells nach dem Umbo hin fortpflanzen, concentrirt sich daselbst die gesammte lebendige Kraft der Schallwelle und greift hier an dem vom Hammergriff gebildeten Hebelarme an. Dieser ist nach Helmholtz etwa $1\frac{1}{2}$mal so lang als der vom langen Fortsatz des Ambos gebildete Hebelarm. Es wird demnach bei der Uebertragung der Schwingung auf das ovale Fenster die ganze Kraftsumme, welche auf die Fläche des Trommelfells einwirkt, an die Membran des ovalen Fensters abgegeben. Da das Trommelfell etwa 15—20mal grösser ist als die Membran des ovalen Fensters, so nimmt bei der Uebertragung die Kraft, mit welcher jeder Punkt der Membranen schwingt, um das 15—20fache zu, während die Excursion der Schwingungen in demselben Maasse abnimmt. Bei dieser Uebertragung geht von der Intensität der Schwingung nichts verloren.

Die Gehörknöchelchen dienen dazu, um die Schwingungen des durch Luftwellen bewegten Trommelfelles auf eine Flüssigkeit ungeschwächt fortzupflanzen. Die directe Fortleitung der Schallwellen der Luft durch feste Körper, sowie durch Flüssigkeiten findet nur in geringem Grade unter starkem Verlust der Intensität statt. Daher kommt es, dass wir unter Wasser, wie die Erfahrung lehrt, den Schall aus der Luft nur schwach vernehmen, wohl aber ganz gut einen im Wasser entstehenden Schall, der zum Theil der im Gehörgang befindlichen Luft, zum Theil durch Knochenleitung dem inneren Ohr zugeleitet wird. Würde die Trommelhöhle keine Gehörknöchelchen besitzen, so würde der Schall nur durch die Luft derselben auf die Membran des ovalen und runden Fensters mit sehr geringer Kraft übertragen werden. Nach Verlust der Gehörknöchelchen tritt daher Schwerhörigkeit ein, und Unbeweglichkeit der Gehörknöchelchen durch knöcherne Verwachsungen hat auch Schwerhörigkeit zur Folge.

Die Gehörknöchelchen pflanzen den Schall demnach nicht durch Schwingungen ihrer kleinsten Massentheilchen, d. h. durch Verdichtungen und Verdünnungen ihrer Masse fort, wie dies in einem ruhenden, festen Körper geschieht, und wie dies auch bei der Knochenleitung in den Knochen des Schädels der Fall ist. Daher befinden sich auch Trommelfell und Membran des ovalen Fensters nahezu in derselben Phase der Schwingung. Dies gilt zugleich für die Schwingung im Labyrinthwasser, da die Länge selbst der kleinsten hörbaren Schallwellen immer noch gross ist gegenüber den kleinen Dimensionen der schwingenden Apparate des Ohres (Helmholtz). Die Kleinheit der Theile des inneren Ohres und ihre geringe Masse scheint ein wichtiges Moment für die Funktion derselben zu sein.

Die Muskeln der Trommelhöhle, der M. tensor tympani und stapedius, setzen sich an die Gehörknöchelchen an, müssen daher bei ihrer Zusammenziehung eine Einwirkung auf den gesammten Trommelhöhlenapparat ausüben. Die Sehne des Tensor tympani inserirt sich am Hammergriff unterhalb des Hammerhalses. Dieser Muskel kann daher bei seiner Anspannung den Hammer nur wenig um das Axenband drehen, sondern wirkt in stärkerem Maasse auf das Trommelfell selbst ein, indem er dasselbe nach Innen zieht und den Hammer in dieser Richtung mitbewegt. Auch in der Ruhe verleiht der Muskel in Folge seines elastischen Zuges oder auch durch seinen Tonus dem Trommelfell eine gewisse Spannung und trägt zur Erhaltung der trichterförmigen Gestalt desselben bei. Bei seiner Contraktion vermehrt er die Spannung des Trommelfells und zieht das Axenband straffer an. Man hat diesem Muskel deswegen zweierlei Funktionen zugeschrieben. Derselbe könnte wegen seiner Wirkung auf das Trommelfell erstens als Accommodationsmuskel desselben angesehen werden, unter der Voraussetzung, dass er die Bestimmung habe, die Spannung des Trommelfells den wechselnden Tonhöhen eines Schalles anzupassen. Würde er im Stande sein, den Eigenton des Trommelfells mit grosser Schnelligkeit den Tönen des gehörten Schalles gleich zu machen, so würde er ein sehr vollkommener Accommodationsmuskel sein. Dies ist aber in hohem Grade unwahrscheinlich, ja fast als unmöglich zu betrachten, weil diese Einstellung eine viel zu grosse Zeit in Anspruch nehmen würde. Selbst die schnellste reflectorische Contraktion würde vom Reiz bis zu ihrem Maximum mehr als $^1/_{10}$ Secunde zur Entstehung brauchen, und da wir sehr gut zehn Töne in einer Secunde hinter einander unterscheiden können, so würde eine Einstellung des Trommelfells auf diese nicht denkbar sein. Immerhin ist es nicht unmöglich, dass beim scharfen Hören auf einen länger andauernden Ton oder Schall eine accommodirende Thätigkeit des Tensor tympani eintrete; doch ist dies bisher nicht erwiesen. In diesem Falle würde er die Funktion haben, das Trommelfell für höhere Töne empfänglicher zu machen. Hensen hat an Hunden beobachtet, dass reflectorische Zuckungen des Tensor tympani durch hohe Töne von 3000 Schwingungen leicht hervorgerufen werden, während tiefere Töne unter 200 Schwingungen keine Wirkungen haben. Er giebt die Reaktionszeit der Zuckung zu 0,092 bis 0,075 Secunden an. Die Zuckung tritt aber nur im ersten Momente des erklingenden Tones ein; daher ist eine Einstellung des Trommelfells in diesem Falle nicht wahrscheinlich.

Von Schapringer ist die Einziehung des Trommelfells bei Anspannung des Tensor an Lebenden mit einem in den Gehörgang dicht eingesetzten Wassermanometer beobachtet worden. Er giebt an, dass er den Tensor willkürlich contrahiren konnte, und beobachtete dabei ein Sinken des Manometers; zugleich hörte er das durch den Tensor erzeugte Muskelgeräusch. Bei der Anspannung des Tensor war die Wahrnehmung der tiefsten Töne bis 70 Schwingungen ganz aufgehoben; die tieferen Töne waren geschwächt, die höheren über 1000 Schwingungen verstärkt. Trotzdem diese Beobachtung auf eine Accommodation hinweist, konnte er doch beim Horchen auf sehr hohe Töne eine Einziehung des Trommelfells durch das Manometer nicht feststellen. Andere geben an, dass bei einer Contraktion der Kaumuskeln sich der Tensor durch Mitbewegung zusammenziehe (L. Fick).

Eine zweite Ansicht ist die, dass der Muskel den Schall dämpfe und bei sehr starkem Schalle eine zu heftige Bewegung des Trommelfells verhüte. Diese Dämpfung kann indess nur bei den Nachschwingungen von Bedeutung sein, da bei einem heftigen Knall die Reaktion des Muskels viel zu spät erfolgen würde. Nach Versuchen von Mach und Kessel vermehrt sich die Amplitude der Trommelfellschwingung nach Tenotomie des Tensor um ein Viertel ihrer Grösse; durch Zug am Tensor vermindert sich die Grösse der Amplitude bei gleicher Tonstärke. Diese Beobachtungen sind mit Hilfe eines in den Gehörgang eingesetzten Ohrenspiegels an Präparaten gemacht worden; die Schwingungen des mit Goldstaub bedeckten Trommelfells wurden stroboskopisch mit mikroskopischer Vergrösserung gemessen. Auch am Lebenden konnte man auf diese Weise die Schwingungen des Trommelfells wahrnehmen.

Noch unsicherer sind unsere Kenntnisse über die Funktion des M. stapedius. Einige haben ihn für einen Antagonisten des Tensor gehalten, Andere meinen, dass er zu heftige Bewegungen des Steigbügels gegen das ovale Fenster mässigt. Da dieser Muskel mit seiner Sehne von hinten her rechtwinkelig gegen die Schwingungsrichtung der Gehörknöchelchen am Köpfchen des Steigbügels zieht, so ist nicht recht einzusehen, wie er hierbei das Trommelfell erschlaffen sollte. Bei seiner Zusammenziehung müsste er vielmehr die Steigbügelplatte schief gegen das ovale Fenster richten. Es wäre daher wohl denkbar, dass er die Schwingungen des Steigbügels dämpft. Lucae giebt an, dass bei Zusammenziehung der mimischen Muskeln des Gesichts, namentlich des Orbicularis palpebr. ein in den Gehörgang gestecktes Wassermanometer steigt, und meint, dass dies durch eine Mitbewegung des Stapedius geschehe, welcher das Trommelfell entspannen solle. Bei solchen Beobachtungen an einem mit dem Gehörgang verbundenen Manometer ist es indess fraglich, ob die gefundenen Druckschwankungen wirklich von einer Bewegung des Trommelfells herrühren, oder ob sie vielleicht durch Bewegungen der Wände des knorpeligen Gehörganges hervorgerufen werden. Endlich können auch Veränderungen der Tuba Eustachii hierbei von Einfluss sein.

Die Tuba Eustachii. — Die Tuba Eustachii stellt eine Verbindung der Trommelhöhle mit der Rachenhöhle, also mit der atmosphärischen Luft her. Die Bedeutung dieser Communication besteht darin, dass durch dieselbe eine Ausgleichung des Luftdruckes

in der Paukenhöhle mit dem der Atmosphäre hergestellt wird. Würde die Trommelhöhle beständig gegen die Atmosphäre abgeschlossen sein, so würden, solange sich Luft darin befindet, sehr beträchtliche Druckunterschiede auf der äusseren und inneren Fläche des Trommelfells auftreten können. Ueberhaupt würde eine vollkommen abgeschlossene Lufthöhle auf die Dauer nicht bestehen, da die Luft absorbirt werden würde und der Raum sich entweder mit Flüssigkeit anfüllen würde, oder seine Wandungen durch den äusseren Druck collabiren müssten. Die Tuba Eustachii, welche von knorpeligen und häutigen Wandungen gebildet wird, beginnt in der Trommelhöhle mit einem weiten Lumen, verengt sich in ihrer Mitte und erweitert sich wieder nach ihrer Oeffnung in der Rachenhöhle hin. Dieselbe ist für gewöhnlich geschlossen und öffnet sich zeitweise zugleich mit den Schlingbewegungen; dies geschieht bekanntlich sehr häufig, da beständig der secernirte Speichel hinabgeschlungen wird. Dass die Tuba sich beim Schlingakte öffnet, ist durch den Valsalvaschen Versuch nachzuweisen. Wenn man Nase und Mundhöhle schliesst, eine kräftige Exspiration und zugleich eine Schlingbewegung ausführt, so wird aus dem Rachenraum Luft durch die Tube in die Trommelhöhle eingetrieben. Dabei empfindet man einen Druck im Ohr und hört beim Eintreiben der Luft ein knackendes Geräusch, das wahrscheinlich durch die Bewegung im Hammer-Ambosgelenk entsteht. Macht man nun eine Schlingbewegung, so öffnet sich die Tube, die Luft strömt aus und der Druck im Ohr hört auf. Statt eines positiven Druckes, kann man auch einen negativen Druck in der Trommelhöhle herstellen, indem man während einer Inspiration bei geschlossenen Luftwegen eine Schlingbewegung macht. Auch hierbei fühlt man einen Druck im Ohre, der erst bei einer folgenden Schlingbewegung aufhört. Die Oeffnung der Tube beim Schlingen kommt wahrscheinlich durch die Zusammenziehung des M. petrosalpingostaphylinus zu Stande, der einen Theil der häutigen Wandungen der Tube begrenzt, vielleicht auch unter Mitwirkung des Tensor veli palatini (?) und der Constrictores pharyngis, welche die Tubenmündung öffnen könnten. Joh. Müller hat constatirt, dass während des Valsalva'schen Versuchs Schwerhörigkeit vorhanden ist; das ist sowohl beim positiven als beim negativen Druck in der Trommelhöhle der Fall. Durch den positiven Druck wird das Trommelfell nach Aussen getrieben, durch den negativen Druck nach Innen gezogen, also stärker gespannt. Beim „positiven Valsalva" werden sich daher die Gelenkflächen des Hammers und Ambos von einander abheben, und daraus würde sich erklären, dass die Schwingungen des Trommelfells schlechter durch die Gehörknöchelchen fortgeleitet werden; auch bietet der grössere Druck in der Trommelhöhle den Schwingungen des Trommelfells einen vermehrten Widerstand dar. Beim „negativen Valsalva" sollte durch die stärkere Spannung das Trommelfell namentlich für tiefere Töne weniger empfänglich werden, was in der That bemerkt worden ist. Eine sehr starke Einziehung desselben müsste aber überhaupt Schwerhörigkeit für alle Schallbewegungen zur Folge haben.

Der Tube kommt auch schliesslich noch die Aufgabe zu, das von der Schleimhaut der Trommelhöhle abgesonderte Secret abzuleiten. Die Trommelhöhle und der Anfang der Tube sind mit Flimmerzellen versehen, welche nach Aussen schlagen.

Ein beständiges Offenstehen der Tube muss als abnormes Verhalten angesehen werden. Es kann nicht daran gedacht werden, dass die Tube die Aufgabe hätte, dem Trommelfell Schwingungen zuzuleiten; denn wenn dies der Fall wäre, würden die Wellen fast gleichzeitig die äussere und innere Fläche desselben treffen und mit einander interferiren. Das Offenstehen der Tube müsste aber ferner den Nachtheil haben, dass die eigene Stimme in unangenehm starkem Grade gehört würde, während bekanntlich die eigene Stimme etwa dieselbe Klangstärke besitzt, wie die einer anderen Person. Durch dauernden Verschluss der Tube entstehen beträchtliche Hörstörungen.

Das Oeffnen und Schliessen der Tube scheint keinen grossen Einfluss auf die Schwingungen des Trommelhöhlenapparates auszuüben. Der Raum der Tube bis zu ihrem Verschluss und ebenso die Hohlräume des Process. mastoideus, welche mit der Trommelhöhle in Verbindung stehen, vergrössern den Luftraum derselben nicht unbeträchtlich. Hierdurch werden die Druckschwankungen, welche in der Trommelhöhle durch die Schwingungen des Trommelfells entstehen, erheblich vermindert.

Abnorme Verhältnisse. — Nach Verlust der Gehörknöchelchen kann die Schallwelle vom Trommelfell zum Labyrinth nur durch die Luft fortgepflanzt werden. In diesem Falle treffen die Luftwellen zu gleicher Zeit das ovale und runde Fenster und können daher die Masse des Labyrinthwassers nicht in schwingende Bewegung versetzen, sondern nur Molekularschwingungen in demselben erzeugen, wie dies bei der Knochenleitung geschieht. Es tritt daher Schwerhörigkeit ein. Ebenso stellt sich Schwerhörigkeit ein, wenn das Trommelfell so belastet wird, dass es zu schwingen verhindert ist. Das ist z. B. der Fall, wenn wir den Gehörgang mit Wasser anfüllen; man kann dann nach Weber auch die Richtung des Schalles nicht mehr beurtheilen, dagegen ist die cranio-tympanale Leitung verstärkt (Schmidekam). Ebenso verursachen Exsudate in der Trommelhöhle bedeutende Hörstörungen.

Das Labyrinth. — Das Labyrinth besteht aus dem Vorhof, der Schnecke und den halbcirkelförmigen Canälen. In dem knöchernen Labyrinth liegt das häutige Labyrinth, dessen Wandungen den Knochenwandungen anliegen. Das Innere des häutigen Labyrinths ist von der Endolymphe erfüllt, zwischen häutigem Labyrinth und der Knochenwandung befindet sich eine Schicht von Perilymphe. In Fig. 222, *A*, *B*, *C*, ist das knöcherne Labyrinth, von Aussen gesehen, dargestellt. Der mittlere Theil, der Vorhof, enthält die Fenestra ovalis (*Fv*) und die Fenestra rotunda (*Fr*). Der Vorhof geht nach vorn in die Schnecke über, welche aus 2½ Windungen besteht, nach hinten in die drei halbcirkelförmigen Canäle, den horizontalen, den vorderen und hinteren vertikalen Bogengang. Jeder entspringt mit einer flaschenförmigen Erweiterung, einer Ampulle, aus dem Vorhof. Das häutige Labyrinth besteht aus zwei in sich geschlossenen Säcken, dem Utriculus mit den Bogengängen und dem Sacculus mit dem Schneckengang. Beide berühren sich im Vorhof. Die Schnecke ist durch die Lamina spiralis ossea und membranacea der ganzen Länge nach in zwei Gänge eingetheilt, in die Scala tympani und Scala vestibuli. Die Lamina spiralis ossea geht von dem Modiolus der Schnecke aus und ragt in das Lumen des Schneckencanals hinein; ihre Fortsetzung bis zur

äusseren Schneckenwand bildet die Lamina spiralis membranacea. Die Scala tympani ist der Basis, die Scala vestibuli der Spitze der Schnecke zugewendet. Dem Eingang zur Scala vestibuli gegenüber liegt im Vorhof die Fenestra ovalis, dem zur Scala tympani gegenüber die Fenestra rotunda. Die Scala tympani und vestibuli communiciren an der Spitze der Schnecke durch eine kleine Oeffnung, das Helicotrema.

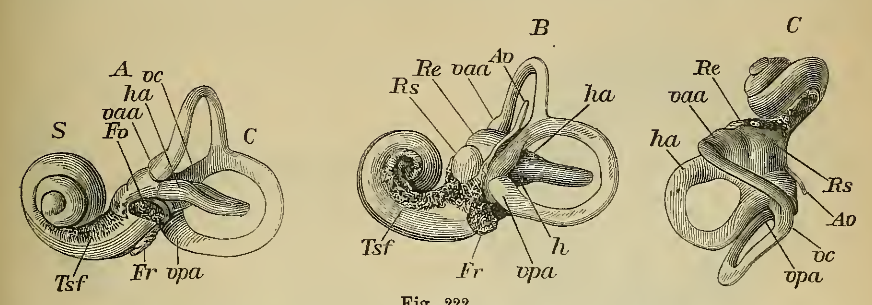


Fig. 222.
A linkes Labyrinth von aussen, *B* rechtes Labyrinth von innen, *C* linkes Labyrinth von oben: *S* Schnecke, *C* halbcirkelförmige Canäle, *Rs* Recessus sphaericus (sacculi), *Re* Recessus ellipticus (utriculi), *Fv* Fenestra ovalis, *Fr* Fenestra rotunda, *h* horizontaler Canal, *ha* Ampulle desselben, *vaa* Ampulle des vorderen verticalen Canals, *vpa* Ampulle des hinteren verticalen Canals, *vc* gemeinsamer Schenkel der verticalen Canäle, *Av* Aquaeductus vestibuli (Ductus endolymphaticus), *Tsf* Tractus spiralis foraminosus.

Der Sacculus erstreckt sich durch den engen Canalis reuniens in den Schneckengang, Ductus cochlearis, hinein, welcher mit dem Vorhofsblindsack beginnt und an der Spitze mit dem Kuppelblindsack geschlossen endet (s. Fig. 223).

In Fig. 224 A ist ein Querschnitt durch die Schnecke und in Fig. 224 B ein Querschnitt durch einen Schneckencanal wiedergegeben. Die Lamina

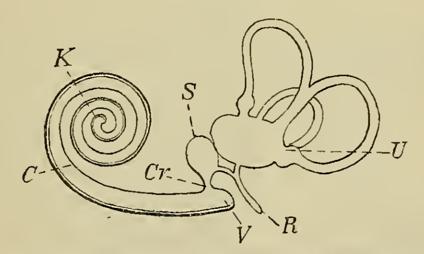


Fig. 223. Das häutige Labyrinth (schematisch): *U* Utriculus mit den Bogengängen, *S* Sacculus, *R* Recessus = Ductus endolymphaticus, *C* Schnecke, *Cr* Canalis reuniens, *K* Kuppelblindsack, *v* Vorhofsblindsack.

spiralis ossea endet im Lumen des Canals mit zwei Leisten, an welche sich die Gebilde der Lamina spiralis membranacea ansetzen. Die der Spitze zugewendete Leiste, die Habenula denticulata, ist gezähnelt, die der Basis zugewendete Leiste, Habenula perforata, ist durchlöchert. Die Scala vestibuli ist durch die Membrana Reissneri in zwei Theile getheilt; der von ihr und der Lamina spiralis membranacea eingeschlossene Theil ist der Ductus cochlearis.

Die Lamina spiralis membranacea besteht aus der der Basis der Schnecke zugewendeten Basilarmembran mit den auf ihr stehenden Gebilden. Dieselbe ist aus parallelen Querfasern zusammengesetzt. Auf der Basilarmembran stehen senkrecht die Corti'schen Bögen (Fig. 225,

A und *B*). Dieselben sind aus zwei **S**-förmig gekrümmten Pfeilern zusammengesetzt, einem inneren und einem äusseren. Sie stehen beide mit verbreiterten Fussenden auf den Fasern der Basilarmembran und verbinden sich an ihren oberen Enden gelenkartig mit einander. Die Oberfläche der Basilarmembran ist mit Zellen bedeckt. Innen von den Corti'schen Bögen stehen die inneren, aussen von ihnen die äusseren

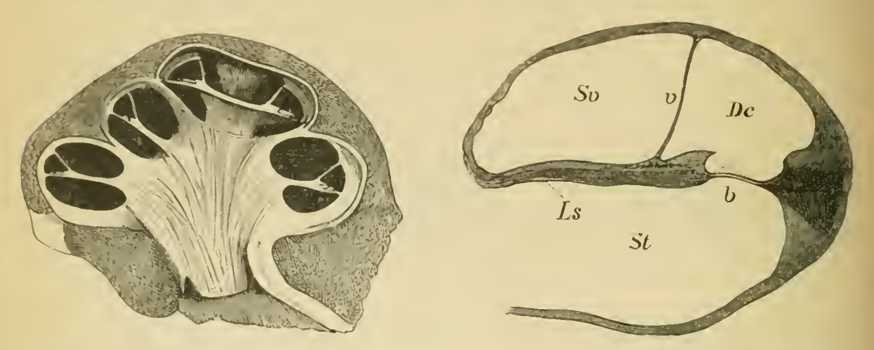


Fig. 224 A. Fig. 224 B.
A. Querschnitt durch die Schnecke. — B. Querschnitt durch eine Schneckenwindung: *Ls* Lamina spiralis ossea, *b* Lamina spiralis membranacea, *v* Membrana Reissneri, *St* Scala tympani, *Sv* Scala vestibuli, *Dc* Ductus cochlearis.

Haarzellen, welche eine cylindrische Gestalt haben und an ihrer Oberfläche cilienartige Härchen tragen. Beide gehen allmählig in die cubischen Epithelzellen der Wandung über. An die oberen Enden der

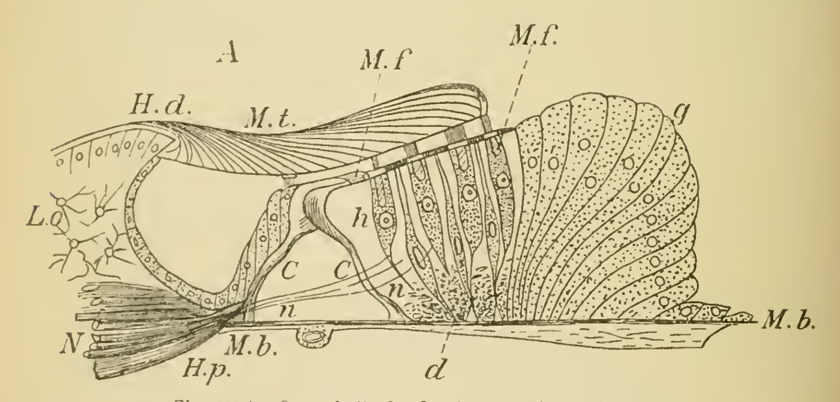


Fig. 225 A. Querschnitt der Lamina spiralis membranacea:
L.o. Laminus spiralis ossea, *H.d.* Habenula denticulata, *H.p.* Habenula perforata, *N* Nervus cochlearis, *n n* Nervenfäden, *C C* Corti'sche Bögen, *M.t.* Membrana tectoria, *M.b.* Membrana basilaris, *h* Haarzellen, *g* Stützzellen, *M.f.* Membrana fenestrata, *d* Deiter'sche Zellen.

Corti'schen Pfeiler ist eine der Basilarmembran parallele durchlöcherte Membran angewachsen, die Membrana reticularis, welche die Haarzellen bedeckt. Die Härchen dieser Zellen gehen durch die Löcher der Membran hindurch. An der Habenula denticulata ist eine strukturlose Membran, die Membrana tectoria, angeheftet, welche die Corti'schen Bögen, die Haarzellen und die Membrana reticularis eine Strecke weit bedeckt und frei endet.

Der N. cochlearis tritt in den Modiolus der Schnecke ein (Fig. 224 A),

breitet seine Fasern fächerartig in der ganzen Lamina spiralis ossea aus, innerhalb deren er mit zahlreichen Ganglienzellen versehen ist (Ganglion cochleare). Seine Fasern treten durch die Habenula perforata in den Ductus cochlearis ein, woselbst sie nach Hasse und Waldeyer sich mit den Haarzellen verbinden sollen (s. Fig. 225).

Die Zahl der Corti'schen Bögen wird zu etwa 3000—4000 angegeben; sie stehen von der Basis bis zur Spitze der Schnecke dicht gedrängt neben einander. Das Fussende der Pfeiler umfasst etwa vier

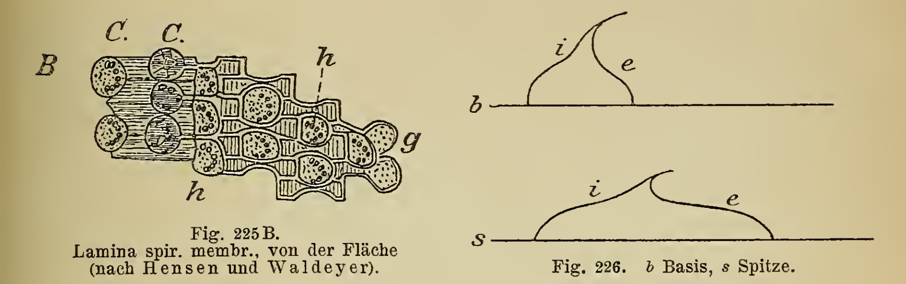


Fig. 225 B.
Lamina spir. membr., von der Fläche (nach Hensen und Waldeyer).

Fig. 226. *b* Basis, *s* Spitze.

Streifen der Membrana basilaris. Die Breite der Schneckenwindung nimmt von der Basis zur Spitze nur wenig, die Höhe aber erheblich ab (s. Fig. 224 A). Die Lamina spiralis ossea nimmt von der Basis zur Spitze an Breite beträchtlich ab, die Lamina spiralis membranacea dagegen und ebenso die ihr zugehörende Membrana basilaris nehmen von der Basis zur Spitze an Breite continuirlich zu. An der Basis der Schnecke stehen daher die Corti'schen Bögen steiler, die Fusspunkte der beiden Pfeiler sind einander näher, während sie an der Spitze der Schnecke flacher gelagert sind und eine grössere Spannweite besitzen, wie es Fig. 226 andeutet.

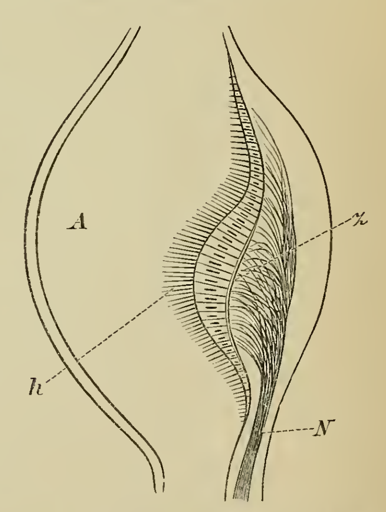


Fig. 227. *A* Ampulle, *N* Nerv, *z* Zellen, *h* Härchen.

Im Vestibulum befindet sich sowohl in der Wandung des Sacculus als in der des Utriculus eine verdickte Stelle, die Macula acustica, an welcher die Otholithen gelagert sind, kleine, krystallinische Massen aus kohlensaurem Kalk, die in der Endolymphe flottiren und durch Fäden festgehalten werden. Der Vorhofsnerv theilt sich in einen Ramus sacculi und utriculi und endet in der Macula acustica mit seinen Fasern an den die Oberfläche deckenden cylinderförmigen Epithelzellen, welche mit einem langen, haarförmigen Fortsatz versehen sind (M. Schultze, Hensen)*). Ebenso beschaffen ist die in den Ampullen der Bogengänge

*) Nach neueren Untersuchungen (Retzius, Lenhossek) endigen die Nervenfasern zwischen den Haarzellen in dendritischen Verzweigungen.

befindliche Crista acustica, zu welcher die Ampullenäste des Vorhofsnerven treten (s. Fig. 227).

Aus dem Utriculus und Sacculus treten zwei feine Canäle ab, welche sich zum Ductus endolymphaticus (Aquaeductus Vestibuli) vereinigen. Dieser endet mit dem im Gewebe der Dura mater eingeschlossenen Saccus endolymphaticus (s. Fig. 223). Aus der Scala tympani des knöchernen Schneckencanals führt ein feiner Canal, der Ductus perilymphaticus (Aquaeductus cochleae), nach Aussen und endet im Subarachnoidealraum des Gehirns.

Schallleitung im Labyrinth. — Die Schwingungen des Steigbügels im ovalen Fenster versetzen die Peri- und Endolymphe des Labyrinths in schwingende Bewegung. Das Labyrinthwasser pflanzt diese Schwingungen durch das ganze Labyrinth fort und erregt die in ihm befindlichen Nervenendapparate.

Schallwellen können in einer Flüssigkeit wie in einem festen Körper geleitet werden, indem Verdichtungs- und Verdünnungswellen entstehen. Diese kommen aber bei der Zuleitung des Schalles durch die Gehörknöchelchen weniger in Betracht; vielmehr wird auch das ganze Labyrinthwasser in eine pendelnde Hin- und Herbewegung versetzt. Dieser Vorgang wird dadurch möglich gemacht, dass das Labyrinth nach der Trommelhöhle hin eine zweite mit einer Membran bedeckte Oeffnung, die Fenestra rotunda, besitzt, welche dem Labyrinthwasser einen Ausweg darbietet. Sobald der Steigbügel die Membran des ovalen Fensters nach Innen drängt, buchtet sich die Membran des runden Fensters nach Aussen. Dass eine solche Bewegung des Labyrinthwassers bei der Schallzuleitung in Wirklichkeit stattfindet, lässt sich aus der von Politzer gemachten Beobachtung schliessen, dass ein in das runde Fenster eingesetztes, kleines Manometerröhrchen ein Steigen der Flüssigkeit bei Einwärtsschwingung des Steigbügels anzeigt. Die Fenestra rotunda dient demnach als Gegenöffnung zur Fenestra ovalis. Wäre sie nicht vorhanden, so könnten sich nur Molekularschwingungen durch das Labyrinthwasser fortpflanzen, wie es bei den Fischen der Fall ist und auch bei der Knochenleitung zum Theil stattfindet. Wenn vermöge dieser zwar auch der Schall percipirt werden kann, so scheint doch die Massenschwingung des Labyrinthwassers bei Weitem günstiger für die Wahrnehmung des Schalles zu sein.

Es ist schwer zu ermitteln, in welcher Weise sich die Flüssigkeitswelle durch die Räume des Labyrinths fortpflanzt. Aber man kann annehmen, dass der Stoss, welchen die Perilymphe an dem ovalen Fenster empfängt, sich nicht nur auf directem Wege zum runden Fenster hin fortbewegt. Da das ovale Fenster dem Eingange zur Scala vestibuli gegenüber liegt, so nimmt man an, dass ein grosser Theil der Welle den Weg in dieselbe einschlägt und durch die Lamina spiralis membranacea ihre Bewegung der Flüssigkeit der Scala tympani mittheilt. Durch das enge Helicotrema dürfte der Ausgleichung der Bewegung sich ein zu grosser Widerstand entgegenstellen. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Wellebewegung sich auch durch den Vorhof auf die Ampullen und die Bogengänge ausdehnt.

2. Die Gehörserregung.

a) Die mitschwingenden Apparate des Labyrinths.

Die Endapparate des Gehörnerven im Labyrinth, das Corti'sche Organ der Schnecke und die Macula acustica des Vorhofs sind Vorrichtungen, welche die Bestimmung haben, durch die Wellen des Labyrinthwassers in Erschütterung versetzt zu werden und hierdurch die in ihnen endenden Nervenfasern zu reizen. Von Helmholtz ist eine Theorie der Gehörserregung aufgestellt worden, welche es erklärt, auf welche Weise die Tonwahrnehmung zu Stande kommt. Nach dieser Theorie ist die Schnecke das Organ für die Tonwahrnehmungen. Dieselbe gründet sich erstens auf das Gesetz der specifischen Energie der Nerven und zweitens auf die physikalischen Vorgänge des Mitschwingens. Nach dem Gesetz von der specifischen Energie ist es nicht denkbar, dass ein und dieselbe Faser des Hörnerven bei ihrer Reizung in dem Gehirn die Empfindung von Tönen verschiedener Höhe auslöst. Da unseres Wissens der Erfolg einer Nervenreizung immer derselbe ist, gleichgültig durch welchen Reiz der Nerv in Thätigkeit versetzt wird, und da auch die Qualität des Erfolges dieselbe bleibt, gleichgültig in welchem Rhythmus die Reize einwirken, so folgt daraus, dass ein und dieselbe Nervenfaser nicht zugleich einen hohen und tiefen Ton zur Wahrnehmung bringen, sondern dass ihre Erregung immer nur die Empfindung derselben Tonhöhe erwecken kann. Weitere Beweise für die Richtigkeit dieser Anschauung werden aus den Wahrnehmungen der Tonempfindungen hervorgehen. Hielte man nicht an dem Gesetz von der specifischen Energie der Nervenfasern fest, so müsste man annehmen, dass jeder dem Ohre zugeleitete Ton von verschiedener Schwingungszahl alle Fasern des Hörnerven zugleich errege und dass das Gehirn die Höhe der Töne durch die Zahl der Reizwellen unterscheide, welche der Nerv in der Zeiteinheit zuleitet. Nun ist es zwar denkbar, dass tiefere und mittlere Tonhöhen auf diese Weise unterschieden werden könnten; da indess die hörbaren Töne bis zu 40000 Schwingungen in der Secunde reichen, so ist es sehr unwahrscheinlich, dass sich diese noch in einem gleich schnellen Rhythmus der Reizwellen im Nerven wiedergeben, da die Dauer einer Reizwelle im Nerven in minimo 0,0006 Secunden beträgt (Bernstein). Es ist dies fast ebenso unwahrscheinlich, als die schon oben widerlegte Ansicht, dass wir durch die Zahl der Reizwellen des Sehnerven die Farben unterscheiden sollten.

Nach der Helmholtz'schen Theorie ist das Corti'sche Organ der Schnecke ein Apparat, der durch Resonanz in seinen einzelnen Abschnitten in Mitschwingung versetzt wird. Anfangs hielt man nur die Corti'schen Bögen für die eigentlich mitschwingenden Elemente der Schnecke; da aber in der gerade gestreckten Schnecke der Vögel diese Bögen fehlen, so nimmt man an, dass alle übrigen Elemente der Lamina spiralis membranacea und insbesondere die Membrana basilaris bei diesem Vorgange betheiligt sind. Hensen hat darauf hingewiesen, dass namentlich die Basilarmembran vermöge ihrer Zusammensetzung aus starren Querfasern, die in einer weichen Masse eingebettet sind,

geeignet ist, zur Aufnahme von Tönen verschiedener Höhe zu dienen. Helmholtz nimmt an, dass die Basilarmembran in ihren einzelnen Abschnitten auf verschiedene Tonhöhen abgestimmt ist, und dass bei Zuleitung eines Tones nur der auf diesen Ton abgestimmte Theil der Membran in Mitschwingung geräth. Da die Basilarmembran eine keilförmige Gestalt hat, an der Basis der Schnecke am schmalsten ist und sich nach der Spitze zu allmählig verbreitert, so vermuthet man, dass die höchsten Töne dieselbe an der Basis, die tiefsten an der Spitze der Membran in Mitschwingung versetzen, dass demnach jeder Tonhöhe ein bestimmter Abschnitt der Membran entspricht. Zugleich ändert sich mit der Breite der Membran auch die Spannweite der Corti'schen Bögen. In Fig. 228 ist das Verhältniss der Dimensionen der Membran mit den darauf stehenden Bögen schematisch dargestellt, indem wir uns dieselbe auf die Ebene des Papiers abgewickelt denken. Der Streifen *a b d* würde auf den höchsten, der Streifen *a' b' d'* auf den tiefsten hörbaren Ton abgestimmt sein. Das Corti'sche Organ der Schnecke können wir hiernach mit dem Resonanzboden eines Klaviers und seinen darauf ausgespannten Saiten verschiedener Tonhöhe vergleichen. Singt man bei aufgehobenem Dämpfer einen Ton in das Klavier hinein, so wird durch Resonanz nur diejenige Saite in Mitschwingung versetzt, welche auf diesen Ton abgestimmt ist, so dass man ihn deutlich nachklingen hört. Ebenso setzen die Wasserwellen des Labyrinths von bestimmter Schwingungszahl einen schmalen Streifen der Membran mit seinen darauf befindlichen Elementen in Mitschwingung. Es werden demgemäss bei jedem Tone nur diejenigen Fasern des Hörnerven gereizt, welche in dem mitschwingenden Theile des Organs endigen; auf diese Weise empfängt das Gehirn ein Merkzeichen, welches für die Höhe des empfundenen Tones maassgebend ist.

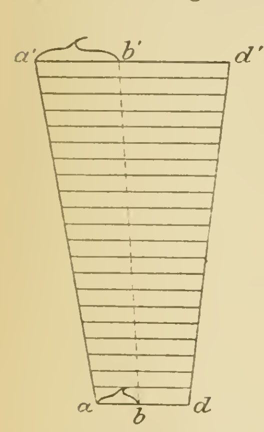


Fig. 228. Abgewickelte Basilarmembran.

Man könnte der Annahme, dass die Abschnitte der Basilarmembran auf verschiedene Tonhöhen abgestimmt seien, den Einwand entgegenhalten, dass ihre Dimensionen viel zu klein seien, um durch Verschiedenheiten ihrer Breite oder ihrer Spannung auf eine so grosse Zahl von Tönen und namentlich auf die tiefen Töne zu reagiren. Man muss indessen bedenken, dass die Querfasern der Membran durch die epithelialen Gebilde, insbesondere durch die Corti'schen Bögen, die Haarzellen, die Membrana reticularis und die Deckmembran belastet sind, welche auf die Schwingungszahl des gesammten Abschnittes der Membran Einfluss haben müssen. Die Querfasern der Membran schwingen wahrscheinlich nicht wie gespannte, sondern wie starre Fäden, welche in einem weichen widerstehenden Medium liegen und belastet sind. Daher ist es wohl denkbar, dass, wie die Theorie es verlangen würde, ihre Schwingungszahl an der Spitze der Schnecke bis zu der der tiefsten hörbaren Töne von 30—60 Schwingungen in der Secunde herabgeht.

Die Art der Nervenreizung im Hörorgan ist höchst wahrschein-

lich eine rein mechanische. Da, wie es scheint, die Nervenfasern sich mit den Haarzellen verbinden, so vermuthet man, dass diese durch die Schallschwingungen direct gereizt werden. Hensen nimmt an, dass bei den Erschütterungen, welche die Haarzellen erleiden, eine Reibung zwischen den Härchen derselben und der daraufliegenden Deckmembran stattfinde.

Ausser in der Schnecke finden sich mitschwingende Apparate in den Säckchen des Vorhofs an der Macula acustica vor. Die auf den Epithelzellen stehenden Hörhärchen sind als mitschwingende Apparate zu betrachten, welche durch die Wasserwellen des Labyrinths in Schwingungen versetzt werden. Es ist nicht sehr wahrscheinlich, dass sie auf bestimmte Tonhöhen abgestimmt sind, da sie keine regelmässigen Unterschiede in ihren Dimensionen zeigen, vielmehr scheinen sie, da sie frei flottiren, so beschaffen zu sein, dass sie durch Wellen von jeder beliebigen regelmässigen oder unregelmässigen Periode in Mitbewegung versetzt werden. Man nimmt daher an, dass sie nicht der Tonempfindung, wohl aber der Empfindung der Geräusche, der unperiodischen Schallschwingungen, dienen. Die mit ihnen in Berührung stehenden Otolithen, welche, in einer schleimigen Masse eingebettet, der Macula acustica anhaften, werden durch die Schallwellen entweder auch in Oscillationen versetzt, oder spielen dieselbe Rolle wie die Deckmembran, indem sie bei den Schwingungen die Hörhärchen mechanisch reizen. Hensen hat in den Hörsäckchen der Krebse Schwingungen der langen Hörhärchen bei Zuleitung von Schallwellen mit dem Mikroskop beobachtet. In den Hörsäckchen des Hummers haben diese Härchen auch verschiedene Länge.

Auch die in den Ampullen befindlichen Endapparate der Nerven auf der Crista acustica hat man früher auschliesslich für Hörapparate gehalten, da sie dieselbe Structur haben, wie die in dem Vorhof befindlichen. Es ist aber durch die Versuche von Flourens und Anderen nachgewiesen, dass sie dem Gleichgewichtssinne dienen (s. S. 534). Indess ist es noch keineswegs ausgeschlossen, dass die Bogengänge mit ihren Ampullen auch beim Hören betheiligt sind. Wenigstens sollte man meinen, dass die Schallwelle des Labyrinths nicht ohne Einfluss auf die Haarzellen der Ampullen sein könnte.

b) Die Gehörsempfindungen.

Die Töne. — Die Schallschwingungen theilt man ein in die periodischen, die Töne und Klänge, und in die unperiodischen, die Geräusche. Ein einfacher Ton besteht aus pendelartigen Schwingungen der Körpertheilchen; d. h. es führen die Theilchen des Körpers Schwingungen aus, welche nach dem Gesetze der Pendelschwingung vor sich gehen. Zeichnet man solche Schwingungen auf, indem man die Amplitude eines Punktes auf einer Abscisse der Zeit als Ordinaten aufträgt, so erhält man eine Curve, wie sie Fig. 231 bei A zeigt, welche die Form einer Sinuscurve hat. Man kann nahezu solche Sinuscurven eines einfachen Tones erhalten, wenn man die Schwingungen einer elastischen, an einem Ende festgeklemmten Metallfeder auf einer rotirenden Trommel aufzeichnet.

Unser Ohr besitzt die Fähigkeit, Töne von verschiedener Schwin-

gungszahl innerhalb weiter Grenzen derselben wahrzunehmen. Wir unterscheiden an jedem Tone seine Höhe, welche von der Zahl der Schwingungen in der Zeiteinheit abhängig ist und seine Intensität, welche mit der Amplitude der Schwingungen zunimmt.

Die Tonhöhe wächst mit der Zahl der Schwingungen in der Zeiteinheit. Vermöge unserer Tonempfindung theilen wir die Scala der musikalisch unterscheidbaren Töne in Abtheilungen ein, welche man die Octaven genannt hat, weil man diese in der Musik noch in acht Töne eingetheilt hat. Die Schwingungszahl eines Tones verhält sich zu der seiner nächst höheren Octave wie 1 : 2. Die aufeinanderfolgenden Octaven eines Tones von n Schwingungen haben $2n$, $4n$, $8n$ u. s. w. Schwingungen.

Die Schwingungszahlen der Töne einer Octave in der C-dur-Tonleiter:

	c,	d,	e,	f,	g,	a,	h,	c′
verhalten sich wie:	1 :	$^9/_8$:	$^5/_4$:	$^4/_3$:	$^3/_2$:	$^5/_3$:	$^{15}/_8$:	2
oder wie:	8 :	9 :	10 :	$10^2/_3$:	12 :	$13^1/_3$:	15 :	16.

Das Intervall der Tonhöhe zwischen zwei Tönen wird durch das Verhältniss ihrer Schwingungszahlen ausgedrückt. Die Intervalle der Töne einer Octave sind nicht gleich, die Intervalle zwischen e und f ($10 : 10^2/_3$) und zwischen h und c′ (15 : 16) sind kleiner als die Intervalle der übrigen benachbarten Töne. Die Intervalle zwischen zwei einander folgenden Tönen heissen Secunden, die zwischen drei: Terzen, vier: Quarten u. s. w. Das Verhältniss der Schwingungszahlen der Töne einer Octave zu einander lässt sich mit Hilfe einer Sirene feststellen. Dieselbe besteht aus einer rotirenden Scheibe, auf welcher mehrere Reihen von Löchern angebracht sind, durch welche ein Luftstrom geblasen wird. Die Zahl der Löcher einer Reihe ist der Schwingungszahl und der Höhe des Tones proportional. Bei jeder Geschwindigkeit der Rotation bleibt das Verhältniss der Tonhöhen dasselbe, während die absoluten Tonhöhen mit den Geschwindigkeiten wechseln.

Die absoluten Schwingungszahlen der in der Musik gebräuchlichen sieben Octaven sind folgende:

Noten	Contra-Octave C,—H,	Grosse Octave C—H	Ungestrichene Oct. c—h	Ein- (gestrichene Octave) c′—h′	Zwei- (gestrichene Octave) c″—h″	Drei- (gestrichene Octave) c‴—h‴	Vier- (gestrichene Octave) c⁗—h⁗
C	33	66	132	264	528	1056	2112
D	37,125	74,25	148,5	297	594	1188	2376
E	41,25	82,5	165	330	660	1320	2640
F	44	88	176	352	704	1408	2816
G	49,5	99	198	396	792	1584	3168
A	55	110	220	440	880	1760	3520
H	61,875	123,75	247,5	495	890	1980	3960

Innerhalb dieser sieben Octaven erscheinen die Töne unserem Ohre angenehm. Die Tonempfindung beginnt erst bei einer Schwingungszahl von 28—34 in der Secunde (Helmholtz); ist die Schwingungszahl eine geringere, so nimmt das Ohr die einzelnen Stösse gesondert wahr; werden die Stösse schneller, so entsteht zuerst ein

Dröhnen im Ohr, das bei weiterer Zunahme der Schwingungszahl allmählig in die Empfindung eines tiefen Tones übergeht. Die tiefen Töne, welche ältere Beobachter (Savart) schon bei sieben bis acht Schwingungen gehört haben, waren wahrscheinlich Obertöne des erzeugten Grundtones. Man muss daher in diesem Falle mit Vorrichtungen experimentiren, welche nur einfache Töne geben und Entstehung von Obertönen möglichst ausschliessen. Sobald eine reine Tonempfindung vorhanden ist, werden die einzelnen Stösse, aus denen der Ton zusammengesetzt ist, nicht mehr unterschieden. Die Tonempfindung ist demnach eine Gehörsempfindung besonderer Qualität, welche nur durch periodische Schallschwingung von gewisser Schnelligkeit hervorgerufen werden kann.

Um die höchsten wahrnehmbaren Töne zu bestimmen, bediente sich Savart eines Zahnrades, dessen Zähne bei schneller Rotation gegen ein Kartenblatt stiessen. Er konnte auf diese Weise noch einen schwach wahrnehmbaren Ton von 24000 Stössen in der Secunde erzeugen. Indessen ist die Bestimmung der Tonhöhe so hoher Töne eine sehr unsichere. Die höchsten Töne erzeugen bei vielen Personen ein schmerzhaftes Gefühl im Ohr. Der sehr hohe Ton, welchen die Fledermäuse hervorbringen, wird von manchen Personen nicht mehr wahrgenommen.

Da die Bedingung für das Entstehen einer Tonempfindung eine periodische Schallschwingung ist, so fragt es sich, wie viel Schwingungen nothwendig sind, um einen Ton zu erzeugen. Savart beobachtete mit Hilfe des Zahnrades, dass schon zwei Stösse genügen, um einen ihrem Intervall entsprechenden kurzen Ton hervorzubringen. Doch ist es fraglich, ob hierbei nicht Obertöne entstanden. Nach neueren Beobachtungen sollen erst 16—20 periodische Wellen einen deutlichen Ton bilden (Auerbach, Kohlrausch).

Nach der Helmholtz'schen Theorie findet die Unterscheidung der Tonhöhen dadurch statt, dass jeder Ton von bestimmter Höhe einen auf ihn abgestimmten Theil der Basilarmembran in Mitschwingung versetzt. Helmholtz denkt sich die 3000 Corti'schen Bögen auf die Töne der sieben musikalischen Octaven so vertheilt, dass etwa 400 Bögen auf jede Octave kämen, und 200 Bögen noch für die Wahrnehmung der höchsten, weniger gut unterscheidbaren Töne übrig blieben. Hiernach würden auf eine Octave 400 Corti'sche Bögen kommen, so dass dem Intervall eines halben Tones 33⅓ Bögen entsprechen würden. Noch günstiger gestaltet sich dieses Verhältniss, wenn man die Zahl der Querfasern der Membrana basilaris und die ihnen an Zahl mindestens gleichen Haarzellen, welche ja die eigentlichen Endorgane der Nervenfasern sind, auf die Scala der wahrnehmbaren Töne vertheilt. Die Zahl der Haarzellen und Querfasern beträgt nach Waldeyer und Hensen etwa 16—20000. Wie viel davon auf die musikalisch gut unterscheidbaren Töne fallen, wie viele auf die höchsten noch wahrnehmbaren Töne lässt sich nicht angeben. Rechnet man aber die grössere Mehrzahl auf die ersteren, so lässt sich wohl verstehen, dass das Unterscheidungsvermögen für Tonhöhen ein sehr feines ist. Geübte Musiker können nach Angabe von E. H. Weber Töne unterscheiden, deren Schwingungszahlen sich wie 1000 : 1001 verhalten, also noch $^1/_{64}$ eines halben Tones. Durch Uebung soll das Unterscheidungsvermögen

für Tonhöhen noch weiter gesteigert werden können (Preyer). Zwischen den Tönen a′ und c″ ist das Unterscheidungsvermögen am besten.

Die Klänge. — Das Ohr vermag den Klang der verschiedenen Tonwerkzeuge wohl zu unterscheiden. Wird ein Ton von bestimmter Höhe durch verschiedene Instrumente oder durch die menschliche Stimme angegeben, so ist die Klangfarbe dieser Töne nicht gleich. Dies kommt daher, dass die Tonschwingungen der meisten Instrumente nicht einfache pendelartige Schwingungen sind, somit eine verschiedenartige Form besitzen. Das Ohr ist demnach befähigt, auch die Form der Schallschwingungen zu unterscheiden.

Die Klänge der Tonwerkzeuge lassen sich in einen Grundton und eine Reihe von Obertönen zerlegen.

Eine schwingende Saite (Fig. 229) macht erstens Schwingungen als ganze Saite, zweitens entstehen dabei Schwingungen jeder Hälfte, wie in b, drittens Schwingungen eines jeden Drittels, wie in c u. s. w. Die Schwingungen der ganzen Saite erzeugen den Grundton des Klanges, dessen Höhe vorherrscht, die Schwingungen der halben Saite (b) den ersten Oberton, die Schwingungen der Drittelsaite (c) den zweiten

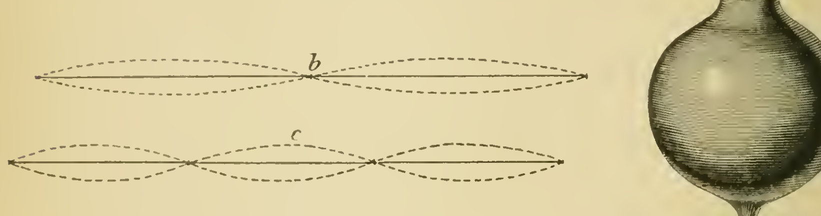


Fig. 229. Obertöne einer Saite.

Fig. 230. Resonator von Helmholtz.

Oberton u. s. w. Nach dem Gesetz der schwingenden Saiten verhalten sich daher die Schwingungszahlen des Grundtones und die Reihe sog. harmonischer Obertöne wie 1 : 2 : 3 : 4 u. s. w., d. h. wie die ganzen Zahlen. Bei anderen schwingenden Körpern verhält sich der Vorgang ähnlich, sowohl bei den Streich- und den Blasinstrumenten, als auch bei dem Kehlkopf (s. S. 419). Der erste Oberton ist die Octave, der zweite die Duodecime, der dritte die zweite Octave des Grundtones. Ist der Grundton z. B. das c, so ist die Reihe der zugehörigen Obertöne: c′ g′ c″ e″ g″ b″ c‴ u. s. w. Dass diese Obertöne in den Klängen der Instrumente objectiv vorhanden sind, ist von Helmholtz durch Anwendung der Resonatoren (Fig. 230) gezeigt worden. Ist ein solcher auf einen Oberton eines Klanges abgestimmt, so hört man denselben verstärkt, wenn man den Resonator mit seinem spitzen Ende in den Gehörgang hineinsteckt. Auf diese Weise kann man mit einem Satz von Resonatoren die in einem Klange enthaltenen Obertöne bestimmen.

Die Zahl und Stärke der Obertöne, welche den Grundton begleiten, erzeugen die charakteristische Klangfarbe eines jeden Instrumentes. Man kann den Zusammenhang eines Klanges aus Grundton und Obertönen in folgender Weise graphisch darstellen.

Es sei (Fig. 231) die Curve A die Schwingung des Grundtones, welcher bei δ eine ganze Schwingung vollendet hat. Der erste Oberton, welcher die doppelte Schwingungszahl besitzt, also bis zum Punkte ε zwei Schwingungen vollendet hat, wenn er in demselben Momente die Schwingung begonnen hat, sei durch die Curve B dargestellt. Um die durch Grundton und ersten Oberton erzeugte Wellenform zu finden, muss man die als Ordinaten ausgedrückten Amplituden beider Töne addiren, wenn sie gleiches Vorzeichen, oder von einander subtrahiren, wenn sie ungleiches Vorzeichen haben. Man erhält hieraus die ausgezogene Curve C, welche der Schwingung des Klanges entspricht. Sie besitzt nicht mehr die Form einer Sinuscurve, ist aber aus zwei Sinuscurven entstanden und kann in dieselben zerlegt werden. Eine andere Form würden die Schwingungen

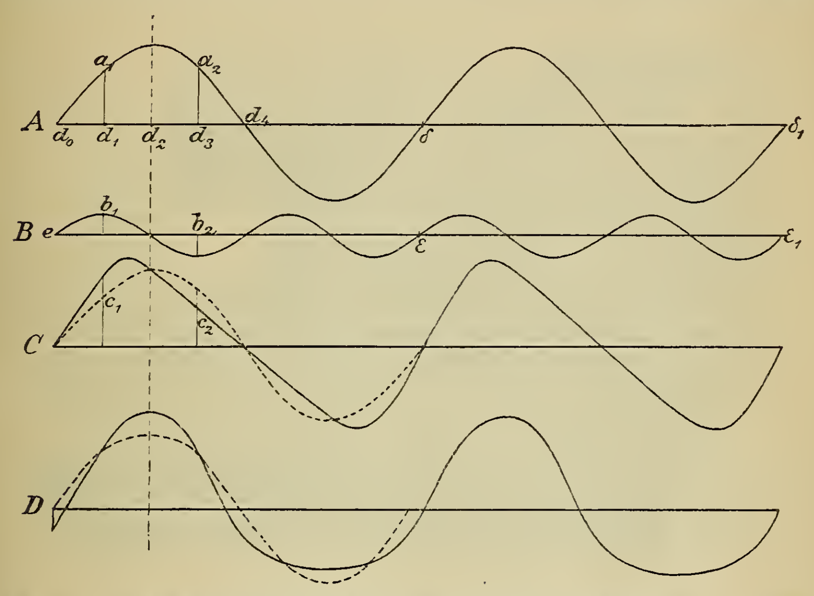


Fig. 231. Klang aus Grundton und erstem Oberton: A Grundton, B erster Oberton, C Klang, D Phasenverschiebung des ersten Obertons um $\frac{1}{4}$ Wellenlänge.

eines Klanges erhalten, wenn wir mit dem Grundtone den zweiten Oberton combiniren würden, welcher in derselben Zeit drei ganze Schwingungen vollenden würde. Man erkennt hieraus, dass die Curve des Klanges eine verschiedenartige Gestalt annehmen wird, je nach Zahl und Stärke der hinzutretenden Obertöne, dass aber die Periode des Klanges in allen Fällen dieselbe des Grundtones bleiben wird, da in der Zeit von d_0 bis δ alle Obertöne eine ganze Zahl von Schwingungen vollenden.

Es ist von dem Physiker Ohm der Satz aufgestellt worden, dass das Ohr beim Hören eine jede zusammengesetzte periodische Schwingung in einfache pendelartige Schwingungen zerlegt. Nach einem von dem Mathematiker Fourier bewiesenen Satze kann eine jede periodische Curve, welche Form sie auch haben möge, in eine Reihe von Sinuscurven aufgelöst werden. Helmholtz hat experimentell nachgewiesen, dass im inneren Ohr in der That eine Zerlegung der Schwingung

eines jeden Klanges in seinen Grundton und die in ihm enthaltenen Obertöne stattfindet. Diese Zerlegung geschieht nach der Helmholtz'schen Theorie der Tonempfindung durch den Vorgang der Mitschwingung in den mitschwingenden Organen der Schnecke, indem der Grundton eines Klanges und die ihm zugehörigen Obertöne die auf ihre Tonhöhe abgestimmten Abschnitte der Membrana basilaris und ihre Anhangsgebilde in Mitschwingung versetzen.

Man kann nach den Untersuchungen von Helmholtz einfache Töne von pendelartiger Schwingung am besten erzeugen, wenn man eine Stimmgabel vor der Oeffnung eines Resonators schwingen lässt, welcher auf den Grundton der Stimmgabel abgestimmt ist. Die Schwingungen der Lufttheilchen in einem abgeschlossenen Hohlraume

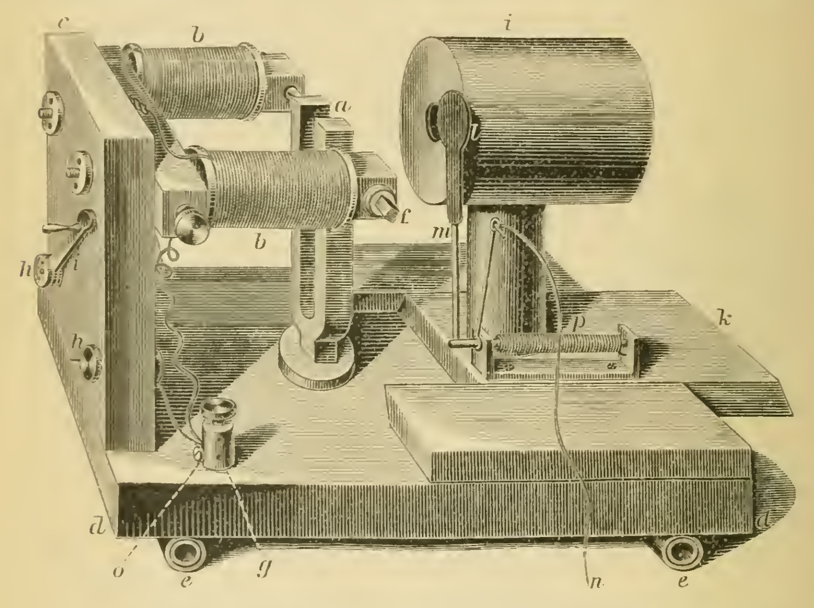


Fig. 232. Elektromagnetische Stimmgabel mit Resonator.

sind pendelartige. Bringt man vor der Oeffnung des cylinderförmigen Resonators *i* (Fig. 232) eine Stimmgabel *a* an und verhütet durch die Kautschukröhren *e*, auf denen das Grundbrett *dd* steht, dass ihr Ton durch Leitung der festen Unterlagen an die Luft gehört wird, so ertönt der Grundton der Stimmgabel, wenn die Klappe *l* an dem Resonator geöffnet wird. Die schwächeren Obertöne der Stimmgabel werden vollkommen gedämpft. Die Stimmgabel wird durch den Elektromagneten *bb* in Schwingung versetzt. Um diese constant zu erhalten, bedient man sich einer Unterbrechergabel *a* (Fig. 233), welche denselben Grundton hat wie die Gabel *a* in Fig. 232. Ihre Zinken sind mit Platinspitzen *c* versehen, welche in Quecksilbernäpfchen *d* eintauchen. Durch diese Contakte wird der Strom des Elektromagneten *bb* geleitet, so dass die Gabel nach Art des Wagner'schen Hammers schwingt, und zugleich wird der Strom dem Elektromagneten der Resonatorgabel (Fig. 232) zugeführt. Auch der Ton der Unterbrechergabel wird durch Unter-

legen von Kautschukröhren gedämpft. Da die Zahl der Unterbrechungen gleich der Schwingungszahl beider Gabeln ist, so geräth die Resonatorgabel in Mitschwingung. Man kann nun in denselben Kreis eine zweite Resonatorgabel einschalten, welche den ersten Oberton, eine dritte, welche den zweiten Oberton u. s. w. erzeugt. Diese werden ebenfalls in Mitschwingung versetzt, da sie periodisch bei jeder zweiten, dritten u. s. w. Schwingung von der Unterbrechergabel einen Anstoss erhalten. Mit einem solchen Stimmgabelapparat gelingt es, verschiedenartige Klänge aus einfachen Tönen zusammenzusetzen, deren Klangfarbe sich je nach Zahl und Stärke der Obertöne ändert.

Der Helmholtz'sche Stimmgabelapparat ist folgendermaasen gebaut (Fig. 234): Die mit den Zahlen *1* bis *8* bezeichneten Apparate sind die cylindrischen Resonatoren der elektromagnetischen Stimm-

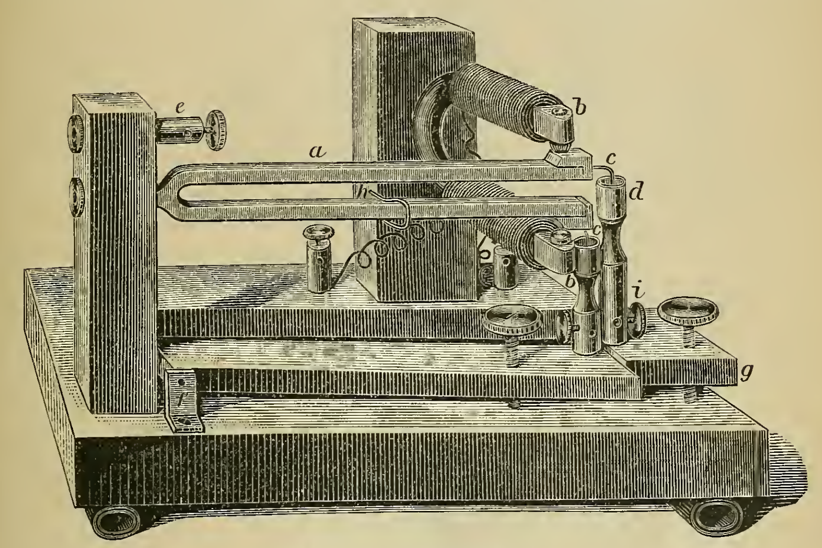


Fig. 233. Unterbrechergabel.

gabeln a_1 bis a_8 von oben gesehen; sie bilden die Reihe der Obertöne zu dem Grundton von *1*; g ist die Unterbrechergabel. Der Strom der Elemente e_1 und e_2 geht durch alle Elektromagnete der Gabeln a_1 bis a_8 hindurch, tritt bei g in die Unterbrechergabel und kehrt durch das Quecksilbernäpfchen h und den Elektromagneten f zu den Elementen zurück. Hat g ebensoviel Schwingungen wie die Gabel a_1, so wird die Leitung nur durch h hergestellt; ist a_1 die Octave von g, so lässt man den Strom auch durch das Näpfchen i nach k gehen. In letzterem Falle unterbricht g den Strom bei jeder Schwingung zweimal, in ersterem nur einmal. Der Condensator c und die lange Nebenschliessung d dienen nur dazu, die Funken bei h und i zu beseitigen; der Draht $h\,k$ schwächt die Schwingungen der Gabel g.

Die Klappen der Resonatoren können durch die Fäden m_1 bis m_8 geöffnet werden. Der Apparat steht auf einer Kautschukunterlage, so dass man nur die Töne der geöffneten Resonatoren hört.

Es ist Helmholtz gelungen, mit einem solchen Stimmgabelapparat die Klänge der Vokale U und O künstlich zu erzeugen (s. S. 421).

Diese sehr charakteristischen Klänge eignen sich besonders zur Untersuchung über die Klangempfindung. Ein deutliches U wird z. B. hervorgebracht durch eine Resonatorgabel, welche den Grundton B stark, und durch eine zweite, die den ersten Oberton b schwach angiebt. Ein O entsteht durch einen schwächeren Grundton B, wenn man b′ dazu erklingen lässt.

Wenn es richtig ist, dass, wie die Helmholtz'sche Theorie annimmt, in der Schnecke eine Zerlegung des Klanges in seinen Grundton und seine Obertöne stattfindet, so dürfte sich in dem Charakter eines

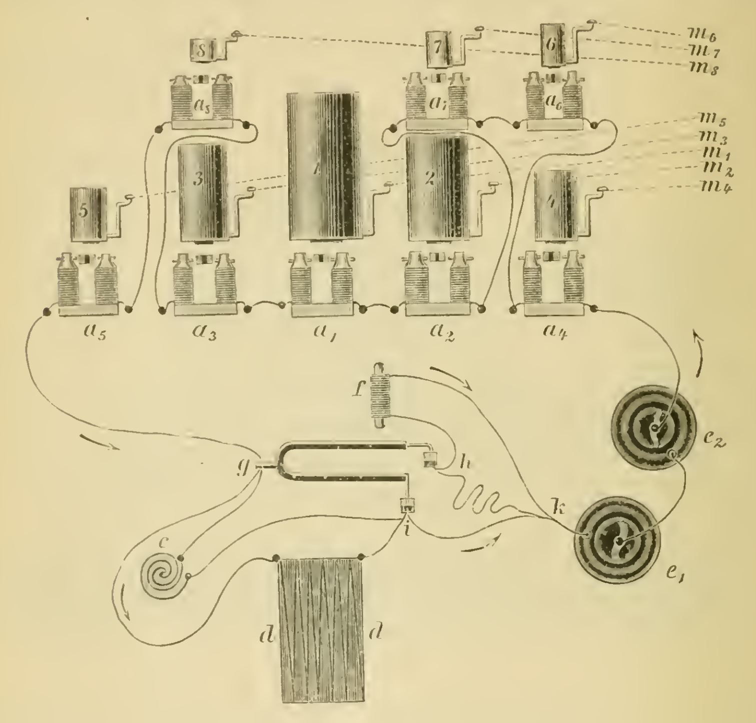


Fig. 231. Stimmgabelapparat von Helmholtz.

Klanges nichts ändern, wenn die Phasen des Grundtones und der Obertöne sich beliebig gegen einander verschieben. Würde dagegen die Schwingung eines Klanges als Ganzes percipirt werden, so müssten dabei Aenderungen der Klangfarbe auftreten. Dass sich die Form der Schwingung durch Verschiebung der Phasen eines Obertones gegen den Grundton ändert, geht aus Fig. 231 *D* hervor. In dieser Figur ist die Phase des ersten Obertones um ein Viertel seiner Wellenlänge verschoben. Die Curve des resultirenden Klanges zeigt hier einen steileren Wellenberg und ein flacheres Wellenthal, während die Curve *C* symmetrisch gestaltet ist. Man kann nun nach Rechnungen von Helmholtz eine solche Phasenverschiebung bewirken, wenn man die Oeffnung des Resonators des Obertones etwas verengt und dadurch den Ton desselben gegen den der Gabel ein wenig verstimmt. Trotzdem bleibt hierbei ein durch den Stimmgabelapparat erzeugter Vokalklang derselbe. Helm-

holtz sieht dies als einen Beweis dafür an, dass das innere Ohr in allen Fällen den Klang in seine einfachen Töne zerlegt. Die Klangempfindung entsteht erst durch Combination der Nervenerregungen im empfindenden Centrum.

Von König wird hingegen behauptet, dass Phasenverschiebung des Obertones den Klang ändere. Die von ihm angegebene Wellensirene besteht aus einer Scheibe, deren Peripherie die Wellenform des Klanges besitzt und die bei der Rotation mit einem zur Scheibe radial stehenden Spalte angeblasen wird. In diesem Falle soll Phasenverschiebung des Obertones verschiedenen Klang geben. Indessen ist es sehr fraglich, ob Sinuscurven der Wellensirene einfache Töne ohne Obertöne geben.

Der Charakter eines Tones ohne Obertöne ist ein weicher und wird in tiefen Lagen hohl und dumpf, wie z. B. der Ton eines angeblasenen Hohlraumes oder einer gedeckten Orgelpfeife. Auch der Klang einer Flöte hat wenige, schwache Obertöne. Je mehr Obertöne in dem Klange eines Instrumentes enthalten sind, desto kräftiger und schärfer wird der Charakter desselben, wie dies bei den Saiteninstrumenten, dem Klavier, den Streichinstrumenten und noch mehr bei vielen Blasinstrumenten, der Trompete und den Zungenpfeifen der Fall ist.

Nach der Theorie von Helmholtz wird es auch begreiflich, dass wir im Stande sind, aus einer wirren Schallmasse einzelne Töne, Laute u. s. w. herauszuhören, indem wir unsere Aufmerksamkeit auf gewisse Abschnitte der mitschwingenden Apparate des Ohres lenken.

Consonanz und Dissonanz. — Wenn zwei Töne zu gleicher Zeit durch das Ohr wahrgenommen werden, so erzeugen sie einen Gesammteindruck. Derselbe kann mehr oder weniger angenehm und unangenehm für unsere musikalische Empfindung sein. Die angenehmen harmonischen Zusammenklänge nennt man Consonanzen, die unangenehmen unharmonischen die Dissonanzen. Der Grad der Consonanz und Dissonanz hängt von dem Intervall der Tonhöhen beider Töne ab.

Die Dissonanz zweier Töne hat ihre Ursache in den Schwebungen, welche sie erzeugen. Es entstehen dieselben in Folge der Interferenz der Schwingungen. Wenn die Wellenberge und Wellenthäler zweier Schallwellen zeitlich zusammentreffen, so summiren sie sich und verstärken den Ton; wenn aber Wellenberge mit Wellenthälern zeitlich zusammenfallen, so erlischt der Ton oder wird schwächer. Die Schwebungen bestehen daher in einem mehr oder weniger schnellen Wechsel der Tonstärke.

Die Zahl der Schwebungen, die durch das Zusammenklingen zweier Töne entstehen, ist gleich der Differenz ihrer Schwingungszahlen. Man nimmt daher die langsamsten Schwebungen wahr, wenn man zwei Töne erklingen lässt, deren Höhen einander sehr nahe liegen. Bläst man z. B. zwei offene Orgelpfeifen von gleicher Höhe an und erniedrigt den Ton der einen etwas durch Anlegen der Hand an die obere Oeffnung, so entstehen langsame Schwebungen der zusammenklingenden Töne. Am deutlichsten treten sie bei tiefen Tönen auf. Haben z. B. zwei Töne 60 und 61 Schwingungen in der Secunde, so fallen nach je einer Secunde abwechselnd zwei Wellenberge genau auf einander und ebenso ein Wellenberg und ein Wellenthal. Man hört ein langsames An- und Abschwellen des Tones. Mit der Zunahme der Differenz

der Schwingungszahlen vermehren sich die Schwebungen und machen den Eindruck von Schallstössen, welche dem Ohr um so unangenehmer sind, je schneller sie auf einander folgen. Es entsteht hierdurch die Empfindung der Dissonanz, welche am stärksten ist, wenn die Schwebungen den Eindruck eines „r“ ähnlichen Schwirrens machen. Wird das Intervall der Töne grösser, so werden die Schwebungen immer schneller und weniger wahrnehmbar und das Gefühl der Dissonanz verschwindet allmählig.

Nach dieser Theorie hängt der Grad der Consonanz und Dissonanz zweier Töne von der Ab- und Anwesenheit der Schwebungen und ihrer Stärke ab. Dieselben ertheilen dem Zusammenklang der Töne eine Art von Rauhigkeit, welche dem Ohre unangenehm ist. Helmholtz vergleicht diese Einwirkung auf das Ohr mit der unangenehmen Empfindung des Auges, welche ein flackerndes Licht hervorbringt. Die letztere Erscheinung hat man darauf zurückzuführen gesucht, dass durch intermittirendes Licht in der Netzhaut eine stärkere Ermüdung hervorgerufen wird als durch continuirliches (s. S. 623). Es ist daher wohl möglich, dass die Schwebungen die erregten Acusticusfasern in einem stärkeren Grade ermüden als ein continuirlicher Schall, und dass dies mit einer unangenehmen Empfindung besonderer Art verknüpft ist.

Das Gefühl der Dissonanz erreicht bei einer gewissen Zahl von Schwebungen in der Zeiteinheit ein Maximum. Dasselbe tritt bei etwa 33 Schwebungen in der Secunde ein. Daher ist der Grad der Dissonanz beim Erklingen zweier benachbarter Töne der musikalischen Tonleitern nicht bei jeder Tonhöhe gleich. Am stärksten ist z. B. die Dissonanz zweier Töne von dem Intervall eines halben Tones beim Erklingen von h′ und c″, welche 495 und 528 Schwingungen haben, also gerade eine Zahl von 528 — 495 = 33 Schwebungen in der Secunde geben. Dagegen entstehen beim Erklingen der tiefen Töne H_1 und C, welche 62 und 66 Schwingungen haben, nur 4 Schwebungen in der Secunde, welche einzeln unterschieden werden und kein so starkes Gefühl der Dissonanz erzeugen. In den mittleren Tonlagen ist daher die Dissonanz zwischen benachbarten Tönen am grössten; nach der Höhe hin nimmt die Stärke der Dissonanz bei gleich nahen Tönen wieder ab, da die Zahl der Schwebungen bei gleichem Intervall zunehmen.

Die Dissonanzen zweier Klänge entstehen aber nicht nur durch die Schwebungen, welche die Grundtöne mit einander, sondern auch durch die Schwebungen, welche die Obertöne unter sich und mit den Grundtönen erzeugen. Daraus erklärt es sich, dass die Töne der Instrumente auch Dissonanzen geben können, wenn sie bestimmte grössere Intervalle haben. Von diesen Verhältnissen hängt der Grad der Consonanz und Dissonanz verschiedener Tonintervalle ab. Die Dissonanz bei dem Intervall einer Secunde, z. B. bei c und d, oder einer halben Secunde, bei c und cis, entsteht vornehmlich durch die Schwebungen der Grundtöne, zu denen sich noch die Schwebungen der benachbarten Obertöne hinzugesellen. Es ist aber aus der Erfahrung bekannt, dass auch die Septime, z. B. c und h, eine starke Dissonanz ist. Die Entstehung derselben erklärt sich daraus, dass der erste Oberton von c die Octave c′, mit h kräftige Schwebungen bildet. Aus diesen Betrachtungen ergiebt sich der Grad der Consonanz der Tonintervalle in folgender Weise.

Die vollkommenste Consonanz ist der Zusammenklang der Octave, weil alle Obertöne der beiden Grundtöne zusammenfallen, wie folgendes Schema zeigt:

Grundton	Obertöne						
c	c′	g′	c″	e″	g″	b″	c″
	c′		c″		g″		c‴

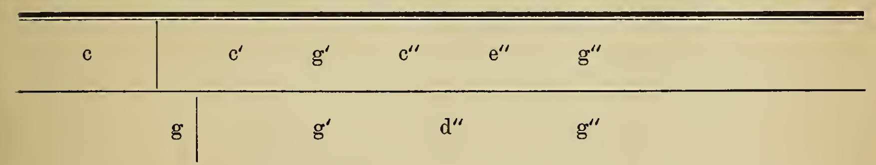
Links von dem senkrechten Strich stehen die Grundtöne c und c′, rechts davon die Reihe der zugehörigen Obertöne. Man sieht, dass sie alle zusammenfallen und daher keine Schwebungen mit einander erzeugen können.

Eine sehr vollkommene Consonanz ist auch die Duodecime, wie aus folgendem Beispiel folgt:

c	c′	g′	c″	e″	g″	b″	c‴	d‴
		g′			g″			d‴

Auch hier fallen die beiden ersten Obertöne von g′ mit dem fünften und achten Obertone von c zusammen, und erst bei den höheren Obertönen, welche aber viel schwächer sind als die tieferen, kommen Schwebungen zu Stande.

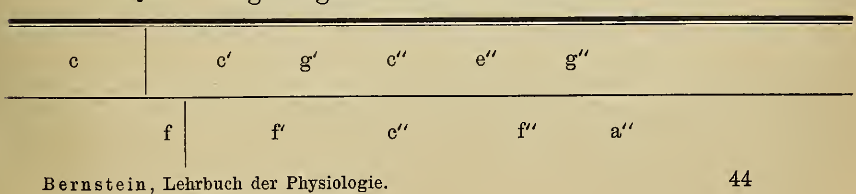
Die Quinte ist keine so vollkommene Consonanz als die vorhergehenden Intervalle, z. B.



c		c′	g′	c″		e″	g″
	g		g′		d″		g″

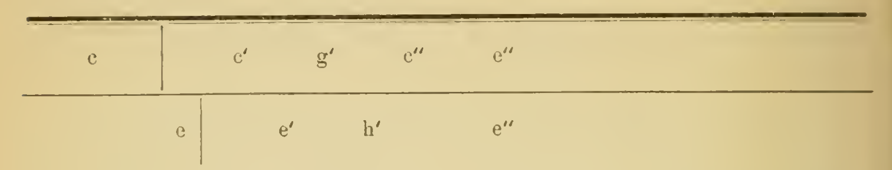
Man sieht in diesem Schema, dass zwar der erste Oberton g′ von g mit dem zweiten von c zusammenfällt, aber der zweite Oberton von g das d″ erzeugt mit den Obertönen c″ und e″ von c eine merkliche Dissonanz, während die Obertöne g″ wieder zusammenfallen. Trotzdem erscheint die Quinte unserem Ohr als eine wohlgefällige Consonanz, deren Charakter wahrscheinlich durch die Schwebungen bedingt ist, welche der zweite mit dem dritten und vierten Obertone giebt.

Die Quarte zeigt folgenden Grad der Consonanz:



c		c′		g′	c″	e″		g″	
	f		f′		c″		f″		a″

Es giebt in diesem Falle schon der erste Oberton von f, das f′, eine merkliche Dissonanz mit dem zweiten Obertone von c dem g′, dagegen fallen die Obertöne c″ zusammen, während die höheren e″ und f″, g″ und a″ Dissonanzen erzeugen. Die Quarte ist daher keine so gute Consonanz wie die Quinte, erscheint aber dem Ohre ihrem Grade der Consonanz entsprechend als ein angenehmer Zusammenklang. Auch die grosse Terz besitzt noch einen dem Ohre angenehmen Grad von Consonanz, z. B.



Die Obertöne h′ und c″ geben als halbes Tonintervall eine stärkere Dissonanz, daher man der grossen Terz einen geringeren Grad von Consonanz zuschreibt als der Quarte.

Einen ähnlichen Grad von Consonanz wie die grosse Terz hat auch die grosse Sexte. Die kleine Terz stellt bereits den Uebergang zu den Dissonanzen dar, doch erscheint sie dem Ohre noch nicht unangenehm, während die Secunde und Septime zu den entschiedenen Dissonanzen gehören.

Combinationstöne. — Beim Zusammenklang zweier Töne entstehen die sog. Combinationstöne. Der von Sorge und Tartini entdeckte Combinationston ist der „Differenzton", dessen Schwingungszahl gleich der Differenz der Schwingungszahlen der beiden Töne ist. Bei der Quinte z. B. ist der Differenzton die tiefere Octave, da die Schwingungszahlen der Quinte sich wie 2 : 3 verhalten und die Differenz 1 geben. Man hielt Anfangs diesen Differenzton für einen subjectiven Ton, welcher durch die Schwebungen erzeugt wird, sobald dieselben die Schnelligkeit erreichen, bei welcher sie nicht mehr einzeln wahrgenommen werden. Helmholtz hat dagegen durch Rechnung nachgewiesen, dass sie objectiver Natur sind, und dadurch entstehen, dass die Schwingungen nicht genau den Pendelgesetzen folgen und um so mehr davon abweichen, je grösser die Amplituden sind. Helmholtz fand noch eine zweite Art von Combinationstönen: die „Summationstöne", deren Schwingungszahl die Summe der Schwingungszahlen zweier Töne ist, die aber schwächer sind als die Differenztöne. Ihre Entstehung erklärt sich aus derselben Ursache.

In neuerer Zeit wird die Ansicht, dass die Differenztöne Schwebungstöne seien, von Einigen (König, Hermann) wieder vertheidigt.

Geräusche. — Die Geräusche bestehen aus unregelmässigen, unperiodischen Schallschwingungen. Sie entstehen durch Stoss und Reibung der festen, flüssigen und luftförmigen Körper unter einander. Die schallleitenden Apparate des Ohres, das Trommelfell, die Gehörknöchelchen, das Labyrinthwasser, geben diese unregelmässigen Schwingungen getreu wieder und leiten sie den Endapparaten des Gehörnerven zu. Die hierdurch entstehenden Gehörsempfindungen sind aber von den musikalischen Gehörsempfindungen der Töne und Klänge gänzlich verschieden. Aus diesem Grunde ist es nicht wahrscheinlich, dass sie durch

dieselben Endapparate wahrgenommen werden wie diese. Man hat daher angenommen, dass die Empfindung der Geräusche durch die in dem Vestibulum befindlichen Endapparate des N. vestibuli in der Macula acustica vermittelt werde. Diese Apparate, die Hörhärchen der Epithelzellen, scheinen nicht auf gewisse Tonhöhen abgestimmt zu sein, sondern werden wahrscheinlich durch Wasserwellen jeder beliebigen Periode in Mitbewegung gesetzt. Die ihnen anliegenden Otolithen dienen wahrscheinlich dazu, um durch Reibung gegen die Hörhärchen die Reizung derselben zu bewirken. Es ist indess nicht ausgeschlossen, dass durch Geräusche auch die Endapparate in der Schnecke in Erschütterung versetzt werden. Ausserdem gesellen sich den verschiedenen Geräuschen Töne von gewisser Höhe bei, wodurch sie einen verschiedenartigen Klang erhalten können.

Intensität der Schallempfindung. — Die Intensität der Schallempfindung ist von der Schallstärke abhängig. Die physikalische Intensität einer Schallschwingung wird der lebendigen Kraft derselben, d. h. dem Quadrat der Amplitude, proportional gesetzt. In welchem Verhältniss die Intensität der Schallempfindung mit der Intensität der Schallschwingung wächst, ist unbekannt. Man hat die Schallstärken mit einander verglichen, welche fallende Körper bei ihrem Stoss auf einer festen Platte hervorbringen. In diesem Falle scheint die Schallstärke dem Product von Endgeschwindigkeit und Masse proportional zu sein (Schafhäutl, Vierordt). Die geringsten wahrnehmbaren Schallintensitäten sind ausserordentlich klein. Excursionen der Luftschwingungen von 0,00004 mm werden noch vom Ohre wahrgenommen (Töpler, Boltzmann).

Subjective Gehörsempfindungen. — Subjective Gehörsempfindungen nennen wir solche, welche durch innere Erregungen des Ohres hervorgebracht werden. Dieselben können durch krankhafte Reizungen der Nervenfasern des Acusticus im Labyrinth oder im Centrum verursacht sein. Hierbei werden nicht selten Töne von bestimmter Höhe wahrgenommen; dies lässt sich sehr wohl aus der specifischen Energie der Nervenfasern erklären. Auch bei Durchleitung eines constanten Stromes durch den Kopf treten subjective Gehörsempfindungen auf, deren Deutung aber bisher noch eine sehr unsichere ist. Von den subjectiven Gehörsempfindungen haben wir sog. entotische Gehörsempfindungen zu trennen, welche durch Vorgänge im schallleitenden Apparat entstehen, wie z. B. das Knacken beim Valsalva'schen Versuch, das Muskelgeräusch beim Zusammenziehen des Tensor tympani. Das Sausen, welches man beim Verstopfen der Gehörgänge hört, führt man auf die Wahrnehmung der Blutcirculation zurück. Die Ursache des physiologisch vorkommenden Ohrenklingens ist unbekannt.

D. Der Geruchssinn.

Das Geruchsorgan. — Die Geruchsempfindungen werden durch den Nervus olfactorius vermittelt. Derselbe breitet sich im oberen Theil der Nasenhöhle auf der Riechschleimhaut derselben aus. Die Fasern des N. olfactorius verbinden sich daselbst mit den Riechzellen,

welche zwischen den cylinderförmigen Epithelzellen der Riechschleimhaut liegen. Die Riechzellen sind kleine spindelförmige Zellen, welche einen Nervenfortsatz in das Gewebe hineinsenden und ein langes Stäbchen tragen, welches zwischen den Epithelzellen bis zur Oberfläche der Schleimhaut reicht (M. Schultze). Nach neueren Beobachtungen soll es daselbst mit feinen Härchen besetzt sein (s. Fig. 235). Dass der N. olfactorius der eigentliche Geruchsnerv ist, unterliegt keinem Zweifel. Indessen können ätzend wirkende Dämpfe und Gase auch die sensibeln Fasern des Trigeminus in der Nasenschleimhaut erregen. Magendie hat bei Hunden den Olfactorius durchschnitten und festgestellt, dass die Thiere nicht mehr im Stande sind, das Fleisch durch den Geruch zu erkennen. Dagegen reagiren die des Nerven beraubten Thiere noch auf Ammoniak und andere scharfe Dämpfe.

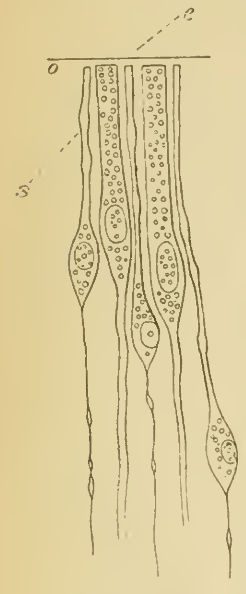
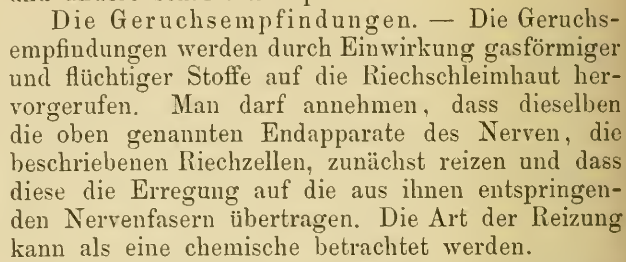
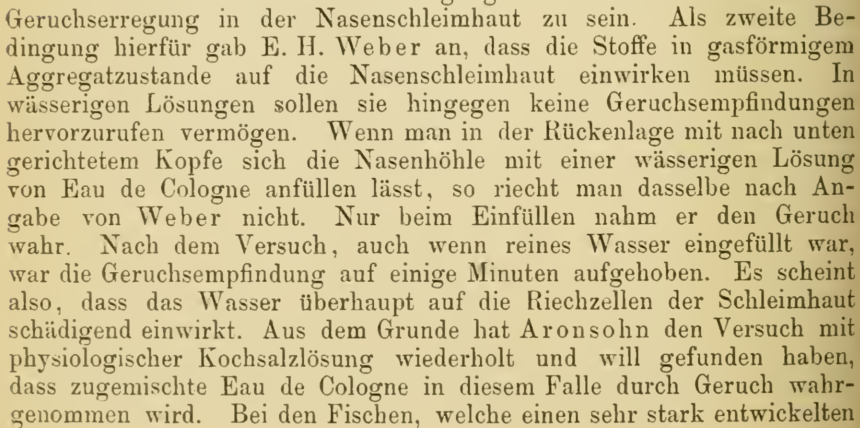


Fig. 235. Riechschleimhaut nach M. Schultze: e Epithelzellen, s Riechzellen.



Die Geruchsempfindungen. — Die Geruchsempfindungen werden durch Einwirkung gasförmiger und flüchtiger Stoffe auf die Riechschleimhaut hervorgerufen. Man darf annehmen, dass dieselben die oben genannten Endapparate des Nerven, die beschriebenen Riechzellen, zunächst reizen und dass diese die Erregung auf die aus ihnen entspringenden Nervenfasern übertragen. Die Art der Reizung kann als eine chemische betrachtet werden.

Die Bedingung, unter welcher eine Geruchsempfindung stattfindet, ist durch Versuche von E. H. Weber zuerst festgestellt worden. Es ist leicht zu constatiren, dass wir nur dann Gerüche wahrnehmen, wenn wir beim Athmen Luft durch die Nasenhöhlen hindurchströmen lassen. Athmen wir mit geöffnetem Munde, so nehmen wir keine Gerüche wahr und ebenso wenig beim Anhalten des Athmens, auch wenn die Nasenhöhle offen ist. Die Geruchsempfindung ist bei der Inspiration viel stärker als bei der Exspiration. Die Bewegung der Luft in der Nasenhöhle scheint also eine unerlässliche Bedingung für das Zustandekommen der Geruchserregung in der Nasenschleimhaut zu sein. Als zweite Bedingung hierfür gab E. H. Weber an, dass die Stoffe in gasförmigem Aggregatzustande auf die Nasenschleimhaut einwirken müssen. In wässerigen Lösungen sollen sie hingegen keine Geruchsempfindungen hervorzurufen vermögen.



Wenn man in der Rückenlage mit nach unten gerichtetem Kopfe sich die Nasenhöhle mit einer wässerigen Lösung von Eau de Cologne anfüllen lässt, so riecht man dasselbe nach Angabe von Weber nicht. Nur beim Einfüllen nahm er den Geruch wahr. Nach dem Versuch, auch wenn reines Wasser eingefüllt war, war die Geruchsempfindung auf einige Minuten aufgehoben. Es scheint also, dass das Wasser überhaupt auf die Riechzellen der Schleimhaut schädigend einwirkt. Aus dem Grunde hat Aronsohn den Versuch mit physiologischer Kochsalzlösung wiederholt und will gefunden haben, dass zugemischte Eau de Cologne in diesem Falle durch Geruch wahrgenommen wird. Bei den Fischen, welche einen sehr stark entwickelten

N. olfactorius und gut ausgebildete Riechzellen auf der Nasenschleimhaut besitzen, finden die Geruchserregungen unter Vermittlung des Wassers statt; die Riechzellen der luftathmenden Thiere sind diesem Medium jedenfalls weniger angepasst.

Dass die Geruchsempfindungen nur bei Unterhaltung eines beständigen Luftstromes deutlich auftreten, kann darin seinen Grund haben, dass die riechbaren Substanzen nur im ersten Momente ihrer Einwirkung reizen, und dass daher immer neue Theilchen derselben mit der Schleimhaut in Berührung kommen müssen, um die Reizung zu unterhalten.

Es ist schwer, die Geruchsempfindungen in Qualitäten einzutheilen. Man kann aber immerhin unter ihnen die angenehmen Geruchsempfindungen, welche die sog. wohlriechenden Körper hervorrufen, und ebenso die unangenehmen Geruchsempfindungen, welche übelriechende Körper erzeugen, als besondere Qualitäten gelten lassen, die sich einander gegenüberstehen. Ausserdem aber giebt es eine ausserordentlich grosse Menge von specifischen Geruchsempfindungen, welche sich nicht in gemeinsame Categorien ordnen lassen. Auch die wohlriechenden Substanzen, zu denen besonders viele in Pflanzen enthaltene ätherische Oele gehören, z. B. das Rosenöl, das Nelkenöl u. s. w., unterscheiden sich durch ihren Geruch deutlich von einander; ebenso sind die übelriechenden Körper, wie Schwefelwasserstoff, Schwefelkohlenstoff und viele andere Gase und flüchtige Körper, welche bei der Fäulniss sich bilden, im Geruch wesentlich verschieden. Sehr viele Körper, wie Campher, Moschus, Chloroform, Aether, Alkohole, Terpentinöl u. s. w., können wir durch ihren specifischen Geruch schon in sehr kleinen Mengen gut erkennen.

Es liegt bis jetzt noch keine Möglichkeit vor, für das Zustandekommen so vieler verschiedenartiger Geruchsempfindungen analoge Erklärungen zu geben, wie für Qualitäten der Licht-, Gehörs- und Tastempfindungen. Wollte man alle verschiedenartigen Geruchsempfindungen als besondere Qualitäten gelten lassen, so müsste man nach dem Gesetze der specifischen Energie der Nerven auch ebensoviel besondere Fasergattungen und Endapparate des Olfactorius annehmen. Diese Voraussetzung wäre aber im höchsten Grade unwahrscheinlich.

Die Empfindlichkeit des Geruchssinnes ist eine ausserordentlich hohe, da durch denselben minimale Mengen von Substanzen erkannt werden, die durch andere Mittel nicht mehr nachgewiesen werden können. Valentin fand, dass z. B. noch ein Zweimilliontel eines Milligrammes Moschus durch den Geruch wahrgenommen wird. Für Brom berechnete er die wahrnehmbare Menge zu $^1/_{500}$, für Phosphorwasserstoff zu $^1/_{50}$, für Schwefelwasserstoff zu $^1/_{5000}$ mg. Auch die ätherischen Oele werden in ausserordentlich kleinen Mengen von $^1/_{10000}$—$^1/_{170000}$ mg wahrgenommen. — Bei vielen Thieren, beim Hunde, dem Wild, ist der Geruchssinn viel stärker entwickelt als beim Menschen. Subjective Geruchsempfindungen durch mechanische, elektrische oder thermische Reize sind nicht mit Sicherheit festgestellt.

E. Der Geschmackssinn.

Das Geschmacksorgan. — Die Geschmacksempfindungen werden durch den Nervus glossopharyngeus vermittelt. Ausser diesem hat man dem Nervus lingualis des Trigeminus noch die Fähigkeit zugesprochen, Geschmacksempfindungen zu vermitteln; indess ist es sehr wahrscheinlich, dass die Geschmacksfasern dieses Nerven aus dem N. glossopharyngeus stammen und durch die Anastomosen mit dem Facialis und durch die Chorda tympani zu ihm gelangen (s. S. 546).



Fig. 236 A. Querschnitt durch die Geschmackspapillen der Zunge, in deren Walle die Geschmacksknospen liegen.

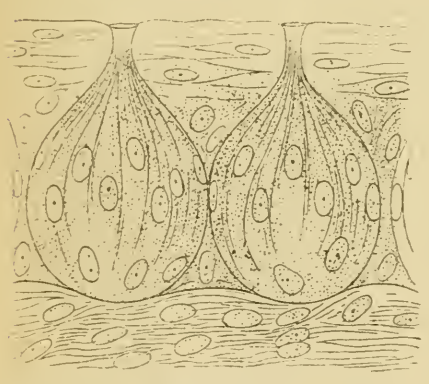


Fig. 236 B. Geschmacksknospen bei stärkerer Vergrösserung.

Geschmacksorgane befinden sich auf der Zungenschleimhaut. Als solche sind die Papillen der Zunge anzusehen, in denen sich eigenthümliche Nervenendapparate, die Geschmacksknospen, vorfinden. Dieselben kommen namentlich an den Papillae circumvallatae der Zungenwurzel zahlreich vor und liegen in dem die Papillen umgebenden Walle an der Oberfläche der Schleimhaut (siehe Fig. 236 A und B). Die Geschmacksknospen bestehen nach Schwalbe aus länglichen Zellen, welche wie die Blättchen einer Knospe an einander gelagert sind. Ihre spitzen Enden reichen bis zur Oberfläche der Schleimhaut und sind hier mit einem spitzen Stiftchen versehen. Die feinen Fäden des N. glossopharyngeus treten in die Geschmacksknospen ein, sollen sich aber nicht mit den Zellen derselben verbinden, sondern ein feines Netzwerk mit freien Endigungen zwischen ihnen bilden (Retzius). Solche Geschmacksknospen kommen auch auf den Papillae foliatae und fungiformes der Zunge und am weichen Gaumen vor.

Die Geschmacksempfindungen. — Beim Geschmack unterscheidet man mehrfache Qualitäten der Empfindung, den süssen, den bitteren, sauren, alkalischen und salzigen Geschmack. Unter diesen kann man den süssen und bitteren Geschmack als ganz reine Qualitäten betrachten; der saure, alkalische, salzige Geschmack dagegen geht bei intensiv wirkenden Substanzen leicht in schmerzhafte Empfindungen, in Brennen, Kratzen u. s. w., über. Bei schwächeren Erregungen jedoch erscheinen sie als besondere Geschmacksqualitäten. Der süsse und bittere Geschmack geht auch bei gesteigerter Intensität niemals in eine andere schmerzhafte Empfindung über. Diese beiden

Qualitäten bilden gewissermassen einen Gegensatz zu einander, indem der süsse als ein angenehmer, der bittere als unangenehmer Geschmack empfunden wird. Die Erfahrung lehrt auch, dass man die bitter schmeckenden Substanzen zum Theil durch süss schmeckende corrigiren kann, so dass es scheint, als ob diese beiden Geschmacksempfindungen sich zum Theil aufheben können. Ebenso wird auch der saure Geschmack durch Zusatz von süss schmeckenden Substanzen gemildert. Ausser den genannten Geschmacksempfindungen unterscheidet man im gewöhnlichen Leben zwar noch vielerlei andere, die man meist nach den schmeckenden Körpern bezeichnet. Indess gesellen sich zu den eigentlichen Geschmacksempfindungen beim Schmecken meistens noch Empfindungen anderer Art hinzu, und zwar Tastempfindungen der Zunge, und namentlich auch Geruchsempfindungen bei flüchtigen riechenden Körpern. Hierdurch erklären sich wohl zur Genüge die vielfachen Variationen des Geschmacks, die wir beim Geniessen der Speisen bemerken.

Die Verbreitung des Geschmackssinnes auf der Zungenoberfläche ist keine gleichförmige. Die Angaben hierüber stimmen aber nicht ganz überein. Man findet Geschmacksempfindung nur auf der Zungenwurzel, dem hinteren Theil des Zungenrückens und bei den meisten Personen auch an den seitlichen Rändern der Zunge und der Zungenspitze vor. Viele Beobachter geben auch an, dass der weiche Gaumen Geschmacksempfindung besitze. Auch scheinen nicht alle Geschmacksqualitäten in gleicher Weise über die Geschmacksorgane verbreitet zu sein. Der bittere Geschmack wird bei Vielen nur an der Zungenwurzel empfunden, nicht an der Zungenspitze. Dagegen vermag die Zungenspitze bei den meisten Personen sowohl Süss als Sauer zu empfinden. Die Prüfung einzelner Stellen der Zunge und Mundschleimhaut wird durch Auftupfen der Flüssigkeiten und Pulver mit einem Pinselchen vorgenommen.

Nach der Lehre von der specifischen Energie müsste man die Annahme machen, dass jeder Geschmacksqualität eine besondere Nervengattung nebst Endorgan entspricht. Zur Begründung einer solchen Theorie fehlen aber noch die genügenden Anhaltspunkte.

Durch den elektrischen constanten Strom wird eine Geschmacksempfindung in der Zunge erregt, und zwar entsteht an der Anode ein saurer Geschmack, an der Kathode ein alkalischer Geschmack. Diese Empfindungen dauern während der Stromesdauer an. Rosenthal hat nachgewiesen, dass der elektrische Geschmack nicht von der Abscheidung der Ionen an den aufgesetzten Elektroden abhängt, denn er entsteht auch bei Anwendung nicht metallischer Elektroden aus feuchtem Fliesspapier. Hermann meint indess, dass eine Abscheidung von Ionen an den Nervenenden durch innere Polarisation stattfinden könne.

Dreizehntes Capitel.

Die Fortpflanzung.

Allgemeines. — Die Fortpflanzung ist ein Wachsthumsprocess, dessen Ablauf sich um so mehr complicirt, je höher entwickelt ein Organismus ist. Die einfachste Art der Fortpflanzung ist daher die Theilung. Einzellige Organismen zerfallen zur Zeit ihrer Reife in zwei gleichartige Organismen. In diesem Falle nimmt die ganze Masse des Organismus an dem Fortpflanzungsvorgange Theil. In den kernhaltigen Zellen geht der Theilungsprocess von dem Kerne aus, den man daher als Zeugungsorgan der Zelle betrachten kann.

Bei mehrzelligen Organismen tritt eine höhere Form der Fortpflanzung auf, die Knospung. Die an einem Körpertheile auswachsende Knospe entwickelt sich zu einem neuen Individuum. In diesem Falle erlischt die Wachsthumsenergie in dem grösseren Theile des Körpers und bleibt nur in der Knospe erhalten. Die Knospen lösen sich entweder von dem Mutterkörper ab oder bleiben sitzen und können durch weitere Knospungen verzweigte Colonien von Organismen bilden, von denen die älteren absterben, während die jüngeren weiter wachsen.

Die vollkommenste Form der Fortpflanzung mehrzelliger Organismen geschieht durch die Bildung und Entwicklung der Keime. Diese Keime sind Zellen, welche sich vom Organismus ablösen und vermöge ihrer Wachsthumsenergie zu neuen Individuen entwickeln, während der elterliche Organismus abstirbt. Sehr bald gesellt sich bei höherer Ausbildung der Organismen hierzu die geschlechtliche Zeugung, indem sich zwei Arten von Keimen bilden, der weibliche Keim, das Ei, und der männliche Keim, der Same. Bei den niedersten Formen der Thiere und Pflanzen sind diese Keime, die Eizellen, in allen Individuen von gleichartiger Beschaffenheit, z. B. bei den Kalkschwämmen, deren Eizellen amöboide Form besitzen (Haeckel). Bei weiterer Ausbildung der Organismen tritt die Conjugation auf, welche in der Vereinigung zweier Keime verschiedener Individuen besteht. Hieraus geht die geschlechtliche Differenzirung der Keime hervor, welche als eine Arbeitstheilung aufgefasst werden kann. Die Eizelle enthält ausser ihrer lebenden Substanz mehr oder weniger Nahrungsmaterial für den zu bildenden Organismus; die Samenzelle ist dagegen

mit einem Bewegungsorgane ausgestattet, welches die Vereinigung mit der Eizelle ermöglicht (O. Hertwig). Dieser Vereinigungsvorgang, bei welchem die Samenzelle in die Eizelle eindringt, ist die Befruchtung.

Im Laufe der geschlechtlichen Zeugung kommt bei einigen wirbellosen Thieren auch eine Parthenogenesis vor, d. h. die Entwicklung eines Eies ohne Befruchtung. Bei den Bienen z. B. entstehen aus den befruchteten Eiern der Königinnen die Arbeiterbienen, welche weiblichen Geschlechts sind, aber verkümmerte Eierstöcke haben. Durch besondere sorgfältige Fütterung einer Larve derselben entwickelt sich ein zeugungsfähiges Weibchen, die Königin. Die unbefruchteten Eier entwickeln sich zu Männchen, den Drohnen. Beim Hochzeitsfluge sammelt die Königin den Samen im Receptaculum und legt in verschieden gestaltete Zellen unbefruchtete und befruchtete Eier, indem sie zu den letzteren Samen zufliessen lässt. Die Parthenogenese erstreckt sich hier nur auf eine Generation. Bei anderen Insecten, den Pflanzenläusen, kann die Parthenogenese während des Sommers mehrere Generationen Weibchen hervorbringen, wird dann aber immer durch eine geschlechtliche Zeugung unterbrochen, nachdem die letzte parthenogenetische Generation wieder beide Geschlechter erzeugt hat.

A. Die Entwicklung.

1. Die Geschlechtsproducte und das Zellenwachsthum.

Die Geschlechtsproducte, aus denen die Entwicklung der höheren wirbellosen und aller Wirbelthiere hervorgeht, sind die Eizelle und die Samenfäden.

Die Eizelle (Ovulum). — Das Ei ist die grösste Zelle des thierischen Körpers. Sie besteht aus dem Eidotter = Protoplasma, aus dem Keimbläschen = Kern und dem Keimfleck = Kernkörperchen.

Das Ei der Säugethiere, 0,2 mm gross, besitzt eine Membran, die Zona pellucida, welche eine radiäre Streifung zeigt (s. Fig. 237). Der Eidotter ist aus zwei verschiedenen Substanzen zusammengesetzt: 1. aus der eigentlichen lebenden Substanz, dem Protoplasma, und 2. aus dem Nährmaterial, dem Deutoplasma, welches als Reservestoff in grösserer oder geringerer Menge zur Ernährung des Embryo angesammelt ist und aus dem Dotterkügelchen besteht.

In den Vogeleiern ist eine grosse Menge Deutoplasma vorhanden. Man unterscheidet daher an ihnen einen Nahrungsdotter und einen Bildungsdotter. Der erstere ist bei allen höheren Thieren, deren Eier sich ausserhalb des mütterlichen Organismus entwickeln, in grösserer oder geringerer Menge vorhanden. Fig. 238 zeigt einen Längsschnitt durch das unbebrütete Hühnerei. Die Keimscheibe (Hahnentritt, Narbe, Cicatricula) ist der Bildungsdotter; sie besteht aus dem Protoplasma und dem Keimbläschen; an ihr vollzieht sich allein der Furchungsprocess. Die übrige grosse Masse des Dotters ist der Nahrungsdotter, an dem man den weissen und gelben unterscheidet. Der weisse Dotter befindet sich in einer unter der Keimscheibe liegenden flaschenförmigen Höhle, der gelbe Dotter ist aus concentrischen Schichten zusammengesetzt. Der

ganze Dotter ist von der Dotterhaut eingehüllt. Dieses im Eierstock so gebildete Ei wird bei seiner Wanderung durch den Eileiter mit dem

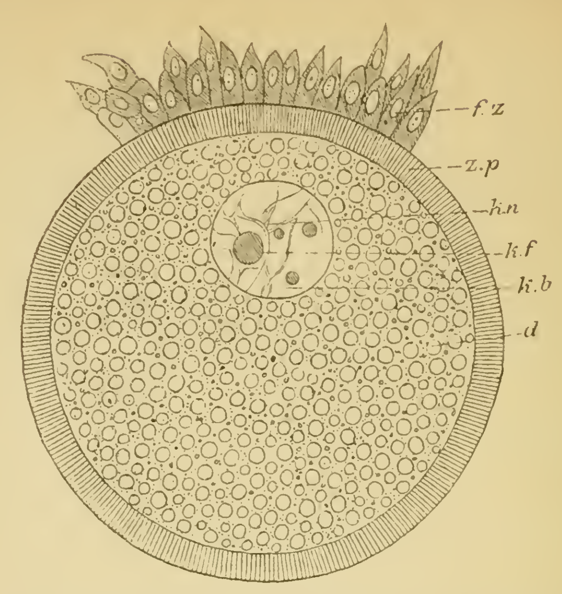


Fig. 237. Ei aus einem Follikel des Eierstocks eines Kaninchens (Waldeyer, Hertwig): *z.p* Zona pellucida, *f.z* Zellen des Follikels, *d* Dotterkügelchen, *k.b* Keimbläschen, *k.f* Keimfleck, *k.n* Kernnetz.

Eiweiss und der kalkigen Eischale versehen. Die Hagelschnüre (Chalazen)

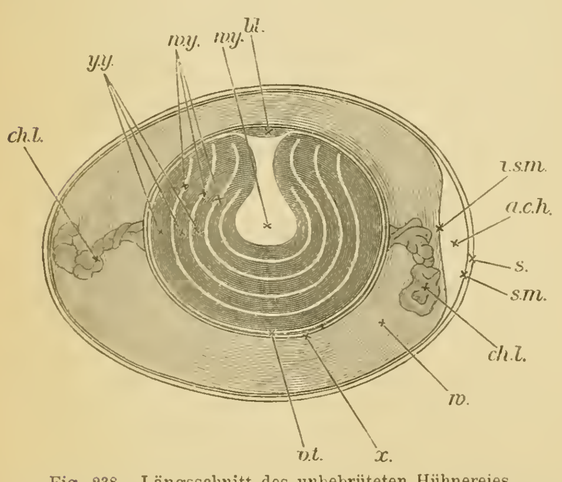


Fig. 238. Längsschnitt des unbebrüteten Hühnereies (Thompson, Hertwig): *b.l.* Keimscheibe, *w.y.* weisser Dotter, *y.y.* Schichten des gelben Dotters, *v.t.* Dotterhaut, *w* Eiweiss, *ch.l.* Chalazen, *a.ch.* Luftkammer, *i.s.m.* innere, *s.m.* äussere Schicht der Schalenhaut, *s* Schale.

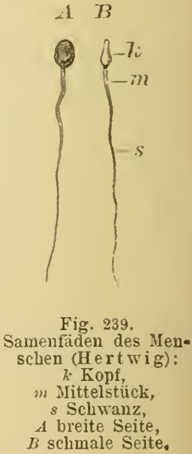


Fig. 239. Samenfäden des Menschen (Hertwig): *k* Kopf, *m* Mittelstück, *s* Schwanz, *A* breite Seite, *B* schmale Seite.

verbinden die Dotter mit den Polen der Eischale. Zwischen Eiweisshaut und Schale liegt am stumpfen Pole die Luftkammer.

Die Eier der Säugethiere dagegen enthalten in ihrem Protoplasma nur geringe Mengen von Nahrungsmaterial, da sie dasselbe sehr bald aus dem Blute des mütterlichen Organismus beziehen. Das Deutoplasma derselben ist in dem Protoplasma gleichmässig vertheilt.

Die Samenfäden (Spermatozoen). — Die Samenfäden gehören zu den kleinsten Elementen des thierischen Körpers. Die menschlichen Samenfäden (Fig. 239) bestehen aus einem Kopf und einem langen, dünnen, fadenförmigen Schweif, welcher schlängelnde Bewegungen ausführt. Sie entwickeln sich aus einer Samenzelle des Hodens, der Kopf aus dem Kern und der Schweif aus dem Protoplasma derselben (La Valette). Sie sind daher als Zellen zu betrachten.

Die Reifung und Befruchtung des Eies. — Der Befruchtung muss die Reifung des Eies vorangehen, welche erst in neuerer Zeit durch Beobachtungen an niederen Thieren aufgeklärt ist. Dieser Vorgang besteht im Allgemeinen darin, dass das Keimbläschen sich auflöst und aus seiner Masse einen neuen Kern bildet, während andere Bestandtheile desselben als Richtungskörperchen (Polkörperchen)

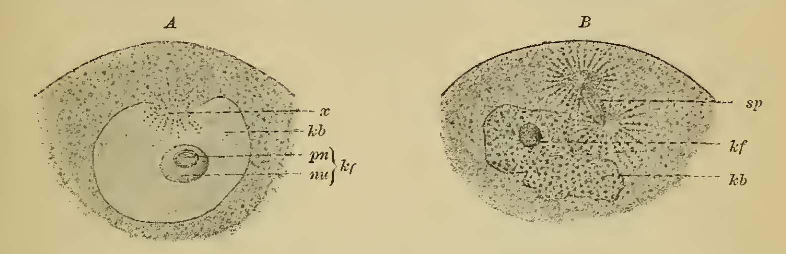


Fig. 240. Ausschnitte aus Eiern von Asterias glacialis (O. Hertwig): *kb* Keimblässchen, *kf* Keimfleck, der sich in das Nuclein (*nu*) und Paranuclein (*pn*) sondert, *x* eindringender Protoplasmahöcker, *sp* Kernspindel; *A* Anfang der Schrumpfung, *B* Ende derselben.

ausgestossen werden. Diese Umwandlungen gehen unter den Erscheinungen der Kerntheilung vor sich. Das Keimbläschen rückt an die Oberfläche des Eies, und es entstehen meist durch zweimalige Theilung zwei Richtungskörperchen. Der neue Kern (Pronucleus) tritt in das Innere der Eizelle zurück. Figg. 240 und 241 geben für das Ei des Seeigels, Asterias glacialis, eines Echinodermen, ein Bild dieses Vorganges. Die Bildung der Richtungskörperchen ist auch für das Säugethier nachgewiesen (van Beneden).

Die Befruchtung geht bei niederen Thieren und den im Wasser lebenden Wirbelthieren meist ausserhalb des Körpers in dem Wasser vor sich. Beim Menschen, den Säugethieren und Vögeln findet sie im Anfangstheil des Eileiters statt. Die Spermatozoen umschwärmen vermöge ihrer Bewegungen das Ei. Von diesen dringt nur eines in das Ei ein, und zwar dasjenige, welches sich dem Ei zuerst am meisten genähert hat. Auf der Oberfläche des Eies bildet sich eine kleine Erhebung, in welche sich der Kopf des Spermatozoon unter peitschenförmigen Bewegungen des Samenfadens einbohrt (s. Figg. 242 A, B, C). Darauf zieht sich das Eiplasma etwas zusammen, so dass die Dotterhaut sich etwas abhebt, wodurch, wie es scheint, das Eindringen anderer Spermatozoen verhindert wird. Während der Faden sich auflöst, bildet der Kopf einen Kern (Spermakern), um welchen sich die Körnchen

des Protoplasmas in radiären Strahlen anordnen. Derselbe rückt in das Innere der Eizelle vor und vereinigt sich mit dem Pronucleus desselben zu dem ersten Furchungskern. Die Figg. 243 A, B, C zeigen den Ablauf dieses Vorganges an dem Ei des Seeigels (Fol, Hertwig, van Beneden).

In der festeren Hülle der Eier von Arthropoden und Fischen be-

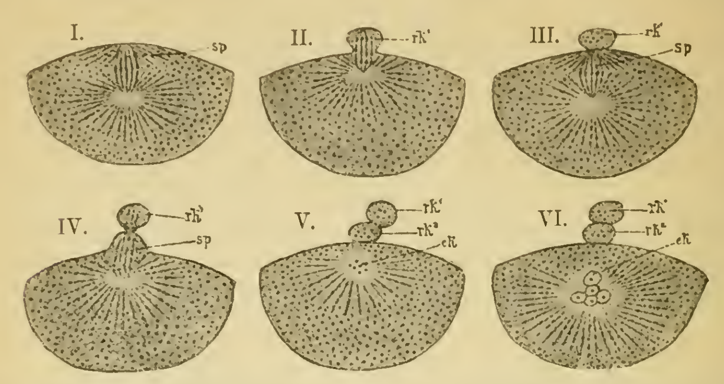


Fig. 241. Bildung der Polzellen (Richtungskörperchen) bei Asterias glacialis in verschiedenen Stadien: I. *sp* Kernspindel, II. *rk*¹ erstes Richtungskörperchen, III. *sp* zweite Kernspindel, IV. *sp* zweite Kernspindel, V. und VI. *rk*² zweites Richtungskörperchen, *ek* Eikern (Pronucleus) (O. Hertwig).

findet sich eine Oeffnung, die Mikropyle, durch welche die Spermatozoen einschlüpfen.

Dass unter normalen Verhältnissen nur ein Spermatozoon eindringt, ist in zahlreichen Beobachtungen an Thieren und Pflanzen festgestellt. Bei geschädigten Eiern, durch Einwirkung von Giften (Chloroform, Morphium u. s. w.), können zwei oder mehrere Spermatozoen



Fig. 242 A, B, C. Kleinere Abschnitte der Eier von Asterias glacialis (Fol, Hertwig): Eindringen eines Samenfadens.

eintreten (Polyspermie), wodurch die Entwicklung einen abnormen Verlauf nimmt. Vielleicht beruht darauf die Entstehung von Doppelmissgeburten (Fol).

Der Spermakern und der Eikern, welche sich mit einander vereinigen, sind als die eigentlichen Fortpflanzungsorgane der Keimzellen zu betrachten. Sie werden daher auch als Träger der erblichen Eigenschaften angesehen, welche von beiden Eltern auf die Kinder übergehen. Die Kernsubstanz wird desshalb von Manchen

als die eigentlich lebende Substanz (Idioplasma) bezeichnet. Man vergesse aber nicht, dass das Protoplasm auch organisirte lebende Substanz ist, und dass der Kern nichts anderes als ein höher zusammengesetztes

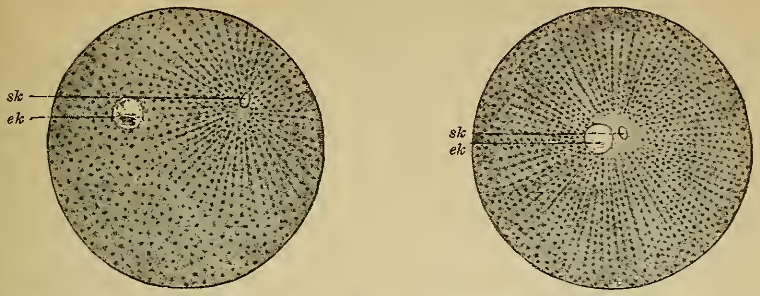


Fig. 243 A: *ek* Eikern, *sk* Spermakern, von einer Protoplasmastrahlung umgeben; B: Annäherung der Kerne.

Entwicklungsproduct des Protoplasmas sein kann. Bei der Befruchtung verschmelzen auch männliches und weibliches Protoplasma.

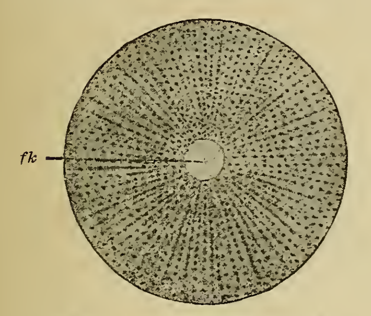


Fig. 243 C. Vereinigung der Kerne (Hertwig).

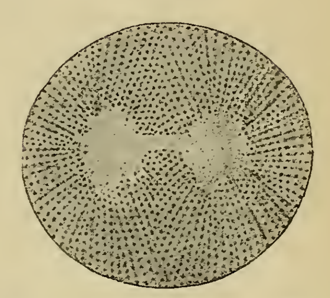


Fig. 244. Ei eines Seeigels in Vorbereitung zur Theilung (O. Hertwig). Hantelfigur.

Die Furchung. — Der schon lange bekannte Furchungsprocess des Eies ist eine Zellentheilung und stimmt daher im Wesentlichen mit

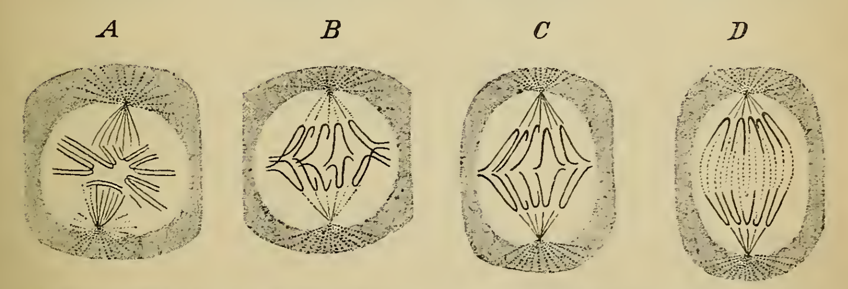


Fig. 245. Schema der Kerntheilung (Rabl, Hertwig): *A* Kernspindel mit Aequatorialplatte, *B*, *C*, *D* Theilung der Kernschleifen, welche nach den Polen der Kernspindel rücken.

der Theilung aller wachsenden Zellen überein. Dieser Vorgang geht vom Kern aus. Der Kern aller Zellen besteht aus einem Netzwerk von Kernfäden, welche mit einem oder mehreren Kernkörperchen

besetzt sind, und aus einer Grundsubstanz. Die Kernfäden und die Kernkörperchen sind leicht färbbar durch Farbstoffe, ihre Substanz heisst daher Chromatin; die Grundsubstanz, das Achromatin, ist dagegen nicht färbbar.

Bei der Kerntheilung, welche Karyokinese oder Mitose genannt wird, entsteht aus dem Achromatin die Kernspindel, eine spindelförmige Figur, von deren Spitzen Strahlen ausgehen (Fig. 245).

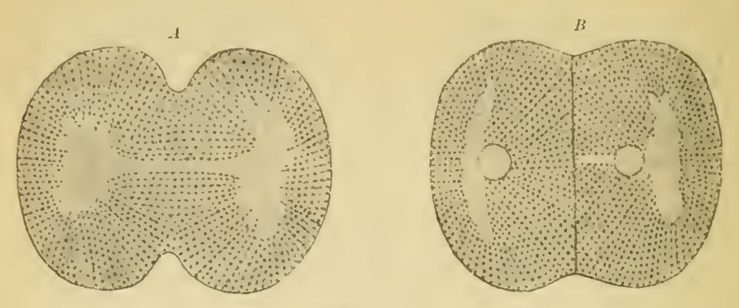


Fig. 246. Ei eines Seeigels: *A* im Momente der Theilung, *B* nach der Theilung.

Das Chromatin lagert sich in V-förmigen Schleifen in der Aequatorialebene der Kernspindel. Jede Schleife spaltet sich in zwei Tochterschleifen der Länge nach, von denen sich je eine nach den Polen der Kernspindel hin bewegt. Daselbst entstehen durch Verflechtung der Kernfäden zwei neue ruhende Kerne. Zugleich schnürt sich das Protoplasma in der Aequatorialebene der Kernspindel ab, so dass zwei sich berührende Zellen entstehen (s. Figg. 244 und 246). Indem dieser Process in derselben Weise weiter fortschreitet, bildet sich ein rundlicher Haufe kleinerer Zellen, die Morula (Haeckel) (s. Fig. 247).

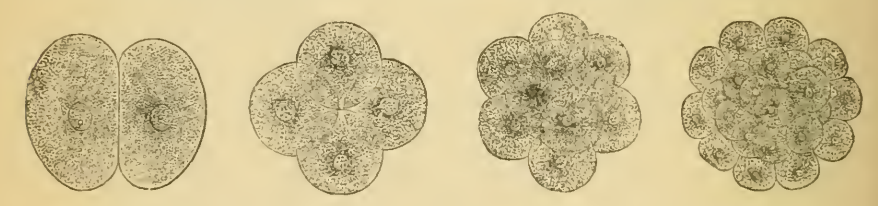


Fig. 247. Verschiedene Stadien des Furchungsprocesses (Gegenbauer).

Betheiligt sich der Dotter gleichmässig an der Furchung, so heisst sie eine äquale; es ist dies der Fall bei niederen wirbellosen Thieren, beim Amphioxus und bei den Säugethieren. Eine inäquale Furchung erfolgt z. B. bei Amphibien, indem an dem protoplasmareichen Pole, dem animalen Pole, die Theilung schneller vor sich geht, als an dem deutoplasmareichen vegetativen Pole. Eine partielle Furchung findet bei den Eiern mit sehr grossem gesondertem Deutoplasma (Nahrungsdotter) statt, wie bei allen Vogeleiern. Bei diesen gehen die Theilungen nur an der Keimscheibe vor sich (discoidale Furchung). Die Fig. 248 zeigt die Furchungen des Froscheies, die Fig. 249 die der Keimscheibe des Hühnereies. Die Eier, deren Furchung eine totale ist, heissen holoblastische, diejenigen, deren

Furchung eine partielle ist, meroblastische. Das im Wasser frei bewegliche Froschei richtet sich mit seinem dunkelpigmentirten animalen Pole durch die Schwere nach oben, da der protoplasmareiche Dotter specifisch leichter ist, als die übrige Dottermasse. In der oberen Hälfte ist auch der Kern eingeschlossen; die Kernspindel lagert sich horizontal, und die erste Furchungsebene steht daher senkrecht (Pflüger,

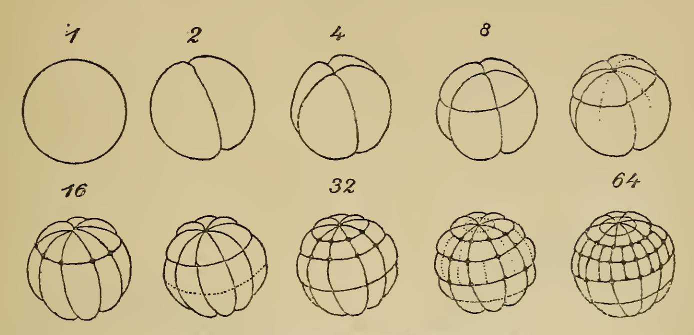


Fig. 248. Furchung des Froscheies (Ecker).

Roux). Bei der zweiten Theilung ordnet sich in der protoplasmareichen oberen Hälfte die Kernspindel wiederum horizontal an, und die zweite

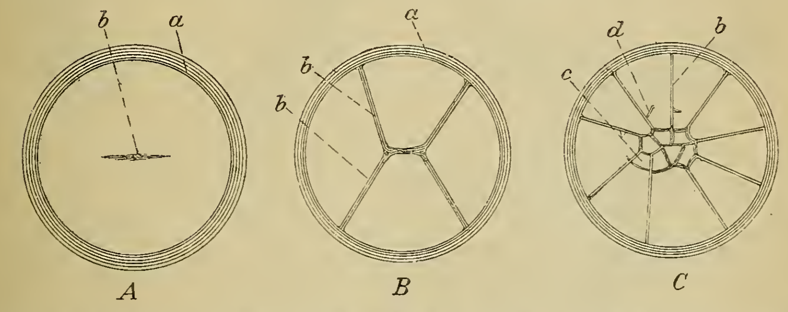


Fig. 249. Furchung der Keimscheibe des Hühnereies (Coste, Hertwig): *a* Rand der Keimscheibe, *b* verticale Furche, *c* kleines centrales, *d* grosses peripheres Segment.

Furchungsebene steht daher ebenfalls senkrecht und zugleich senkrecht auf der ersten. Bei der dritten Theilung wendet sich die Kernspindel mit einer Spitze der protoplasmareichen oberen Hälfte der vier Zellen zu, und die dritte Furchungsebene schneidet in der oberen Hälfte des Eies die beiden ersten senkrecht. Die Längsaxe des Embryo liegt in der ersten Furchungsebene.

2. Die Gastrulation und Bildung der Keimblätter.

Bei den holoblastischen Eiern wirbelloser Thiere und niederer Wirbelthiere entsteht in dem Innern der Morula durch Ausscheidung von Flüssigkeit die Furchungs- oder Keimhöhle. Die Morula verwandelt sich in die Blastula, Keimblase. Aus der Blastula entsteht

durch Einstülpung die Gastrula, deren äussere Zellenschicht das äussere Keimblatt oder Ectoderm, und deren innere Zellenschicht das innere Keimblatt oder Entoderm bildet. Nach der von Haeckel aufgestellten Gastrulatheorie erfolgt die Entwicklung auch bei allen höheren Thieren nach diesem oder einem ähnlichen, durch Anpassung mehr oder weniger modificirten Typus. Die Fig. 250 A zeigt die Blastula des Amphioxus lanceolatus, die Fig. 250 B die daraus durch Einstülpung der grösseren am vegetativen Pol liegenden Zellen entstandene Gastrula. Das Ectoderm übernimmt vorzugsweise die Funktionen der Empfindung und Bewegung, das Entoderm die der Verdauung, Ernährung und Secretion. Bei niederen wirbellosen Thieren, z. B. Kalkschwämmen, bleibt die Entwicklung auf dem Stadium der Gastrula stehen; dieselbe bewegt sich durch Flimmerhaare des Ectoderms im Wasser umher, setzt sich dann fest und scheidet ein Gerüst

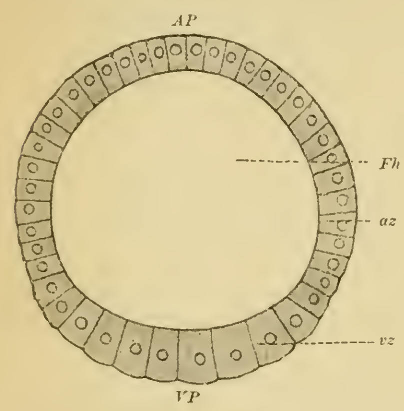


Fig. 250 A. Blastula des Amphiocus lanceolatus (Hatschek, Hertwig): *Fh* Furchungshöhle, *az* animale, *vz* vegetative Zellen, *AP* animaler, *VP* vegetativer Pol.

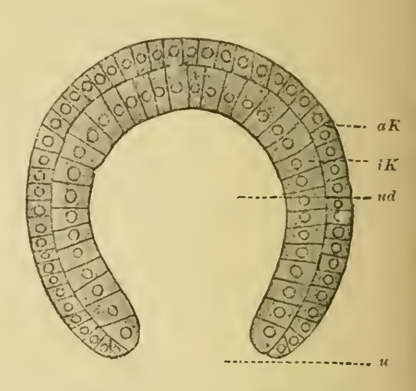


Fig. 250 B. Gastrula des Amphiocus: *aK* äusseres Keimblatt, *iK* inneres Keimblatt, *u* Urmund, *ud* Urdarmhöhle.

von Kalknadeln aus. Aus dem Entoderm lösen sich amöboide Eizellen ab, welche denselben Entwicklungsgang nehmen.

Die Höhle des Gastrula ist der Urdarm, die Oeffnung derselben der Urmund (Blastoporus). Aus dem Ectoderm entstehen bei weiterer Entwicklung die Haut, die Organe des Nervensystems und die Sinnesorgane, aus dem Entoderm bilden sich die Schleimhaut des Darmcanals und die secernirenden Drüsen desselben. Bei höherer Entwicklung in der Thierreihe entsteht noch ein mittleres Keimblatt, vorzugsweise aus dem Material des inneren Keimblattes (zum Theil auch aus dem des äusseren?), aus welchem die Muskeln, Bindesubstanzen (Knochen), Blut und Gefässe hervorgehen.

Auf Grund der Darwin'schen Lehre (s. S. 19) und der ontogenetischen Entwicklungsgeschichte ist von Haeckel eine Descendenztheorie aufgestellt worden, nach welcher sich die thierischen Organismen aus einer Urdarmlarve (Gastraea) entwickelt haben. Die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte sind hiernach die Wegweiser für die Auffindung des Stammbaumes (Phylogenie) der Organismen. Es ist seit lange bekannt, dass die Formen niederer Thiere oder ihnen ähnliche Formen im Laufe der Entwicklung höherer

Thiere auftreten. Diese Thatsachen deutet Haeckel im Sinne der Descendenzlehre durch das von ihm formulierte biogenetische Grundgesetz: Die Ontogenie der Organismen ist eine abgekürzte Wiederholung der Phylogenie. Bei der Ontogenie entstehen die Abkürzungen des Entwicklungsganges durch Anpassungen und Vererbungen, wodurch mannigfache Modificationen desselben auftreten (Cenogenie).

Bei den Amphibien (Salamander, Frosch) findet die Gastrulation in folgender Weise statt: Am Rande der vegetativen Hälfte entsteht eine spaltartige Einstülpung (der Rusconi'sche After, Blastoporus), welcher den Urmund darstellt. Die stark entwickelten vegetativen Zellen wachsen in dicker Schicht gegen die Wandung der Keimblase vor und bilden das Entoderm. Der Urmund liegt am hinteren Ende der später entstehenden Primitivrinne. Er bestimmt daher schon die Lage des Embryo und bezeichnet dessen Schwanzende. Das Kopfende ist ihm diametral gegenüber gelegen, die Rückenfläche ist dem animalen, die Bauchfläche dem vegetativen Pole zugewendet (siehe Figg. 251 A und B).

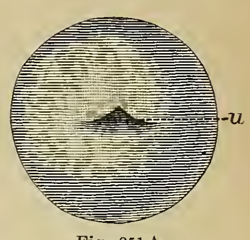


Fig. 251 A.
Ei von Triton (Hertwig): *u* Urmund.

An den Eiern der Vögel hielt man bis vor Kurzem meist den Rand der Keimscheibe für den Urmund. Indessen findet von hier aus keine Einstülpung statt. Dagegen entsteht am späteren Schwanzende derselben eine seichte Furche, die „Sichelrinne“ (Kupfer, Koller), das Analogon des Rusconi'schen Afters. Von hier aus findet eine Einwachsung von Zellen unter das Ectoderm statt, welche das Entoderm bilden. Auch am Säugethierei tritt eine ähnliche Bildung vor der Entstehung des Primitivstreifens am hinteren Ende desselben auf. Es entsteht hierdurch bei der Bildung der Primitivrinne und des Medullarrohres eine Verbindung des Medullarrohres mit dem Darmcanal, der Ductus neurentericus, welcher sich bald wieder schliesst. Dieser ist wahrscheinlich als der nur vorübergehend existirende Urmund anzusehen (Hertwig u. A.). Die älteren Forscher (Pander, v. Bär, Remak) nahmen an, dass das Entoderm durch Abspaltung aus dem Ectoderm entstehe.

Fig. 251 B.
Längsschnitt durch die Gastrula desselben: *ak* äusseres Keimblatt, *ik* inneres Keimblatt, *fh* Furchungshöhle, *u* Urmund, *ud* Urdarmhöhle, *dz* Dotterzellen (vegetative), *dl* dorsale, *vl* ventrale Lippe des Urdarms.

Das mittlere Keimblatt, Mesoderm, entsteht bei der weiteren Entwicklung zuerst an der Stelle der Einstülpung des inneren Keimblattes, also in der Gegend des Urmundes, und breitet sich von hier unterhalb des gleichzeitig aus dem Ectoderm entstehenden Medullarrohrs und zu beiden Seiten der zugleich aus dem inneren Keimblatt sich bildenden Chorda dorsalis nach dem Kopfende hin aus. Der Vorgang besteht beim Amphioxus in einer doppelseitigen Ausstülpung des

inneren Keimblattes, indem sich hierbei aus dem Urdarm die Leibeshöhle, das Cölom, abschnürt. Die Figg. 252 A, B, C zeigen drei aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien dieses Vorganges beim Amphioxus. Bei den höheren Wirbelthieren gestaltet sich der Vorgang insofern etwas anders, als vom Urmund aus gleich solide Zellenmassen zwischen Entoderm und Ectoderm auswachsen, welche, sich in zwei Lamellen spaltend, das Cölom bilden. Es entsteht hierdurch eine äussere und innere Schicht des mittleren Keimblattes.

Gleichzeitig mit der Bildung des mittleren Keimblattes treten eine Anzahl Zellen aus dem epithelialen Verbande der Keimblätter aus,

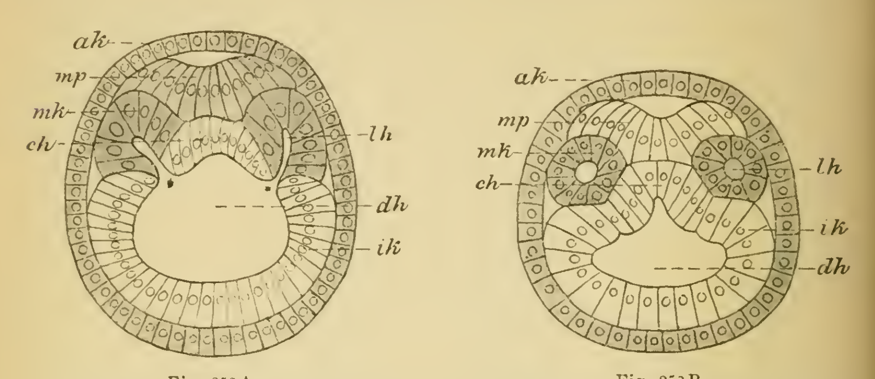


Fig. 252 A. Fig. 252 B.
Querschnitt eines Embryo des Amphioxus mit 5 Ursegmenten (Hatschek, Hertwig): *ak*, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *mp* Medullarplatte, *ch* Corda, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

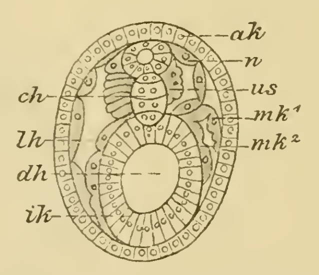


Fig. 252 C. Derselbe mit 11 Ursegmenten: *n* Nervenrohr, *us* Ursegment, *mk*[1] parietales, *mk*[2] viscerales Mesoderm.

wandern in den Spaltraum zwischen den Keimblättern als amöboide Zellen ein und bilden den sog. Mesenchymkeim (Zwischenblatt), aus welchem die Bindesubstanzen, das Blut, die Gefässe und die glatte Muskulatur hervorgehen. Am Rande des inneren Keimblatts bei Vögeln geht dieser Process unter Theilung der Zellen sehr lebhaft vor sich. Von hier aus wachsen dieselben in alle Lücken zwischen den Keimblättern und in deren Spalträume hinein. Die Zellen des Mesenchyms ordnen sich zu einem Netzwerk von Strängen und zu Substanzinseln. Aus den Strängen entstehen Blutgefässe, in denen sich Blut und embryonale Blutkörperchen abscheiden. Die Substanzinseln werden zu embryonalem Bindegewebe. In der Umgebung des Fruchthofes findet die erste Gefässbildung statt; hier entsteht das Ringgefäss, der Sinus terminalis.

Nach der Darstellung von O. Hertwig lässt sich die Entstehung der Organe aus den Keimblättern in folgender Weise tabellarisch ordnen:

I. Aeusseres Keimblatt.

Epidermis, Haare, Nägel, Epithel der Hautdrüsen, centrales Nervensystem, peripheres Nervensystem, Epithel der Sinnesorgane, Linse.

II. Primäres inneres Keimblatt.

1. Darmdrüsenblatt oder secundäres inneres Keimblatt.
   Epithel des Darmcanals und seiner Drüsen, Epithel der Harnblase.
2. Die mittleren Keimblätter.

   A. Ursegmente:

   Quergestreifte, willkürliche Muskulatur des Körpers.

   B. Seitenplatten:

   Epithel der Pleuroperitonealhöhle, die Geschlechtszellen und epithelialen Bestandtheile der Geschlechtsdrüsen und ihrer Ausführungswege, Epithel der Niere (?) und Harnleiter (?).
3. Chordaanlage.
4. Mesenchymkeim oder Zwischenblatt.
   Gruppe der Bindesubstanzen, Gefässe und Blut, lymphoide Organe, glatte und quergestreifte nicht willkürliche Muskulatur (?).

3. Die Bildung der allgemeinen Körperform und der Eihäute.

Die allgemeine Körperform wird durch folgende Entwicklungen bedingt. Die Keimscheibe wächst in die Länge, nimmt eine sohlenförmige Gestalt an, und indem sie am Kopf- und Schwanzende und von beiden Seiten her sich nach einwärts krümmt und mit ihren Rändern einander entgegenwächst, entsteht ein röhrenförmig gestalteter Embryo. Dadurch schnürt sich der Embryo von der Keimblase ab, deren äusserer Theil, die Dotterblase (Dottersack, Nabelblase), durch den Dottergang (Ductus omphalo-mesentericus) mit der Darmhöhle communicirt.

In dem Ectoderm findet nach der Entstehung der Primitivrinne (Urmund) die Bildung der Rückenwülste oder Medullarplatten und des Medullarrohres statt (s. Fig. 253). Die Medullarplatten erheben sich zu beiden Seiten der Mittellinie, schliessen die Medullarfurche ein und indem sie sich einander entgegen wachsen, bilden sie das Medullarrohr. Dasselbe erweitert sich nach vorn zu den Gehirnblasen. Die das Medullarrohr bildenden Ectodermzellen sind die Bildungszellen des Rückenmarks und Gehirns.

Aus dem Entoderm schnürt sich in derselben Weise unterhalb des Medullarrohres längs der Mittellinie die Chorda dorsalis ab, die Uranlage der Wirbelsäule. Beim Amphioxus und den Cyclostomen bleibt sie als solche bestehen. Bei weiter gehender Entwicklung ver-

wandelt sie sich durch Anlagerung und Einwanderung der Mesenchymzellen in ein häutiges, dann knorpliges und schliesslich knöchernes Organ, welches das Medullarrohr umwächst und sich in Segmente, die Wirbel, theilt. Die Wirbelkörper und Zwischenscheiben enthalten die Reste der Chorda.

In dem Mesoderm findet eine Segmentirung der Zellenmassen statt. Von der Oberfläche aus betrachtet, sieht man zu beiden Seiten der Medullarfurche (Rückenfurche) würfelförmige Körperchen, die Ursegmente (früher fälschlich Urwirbel genannt) auftreten (s. Fig. 254).

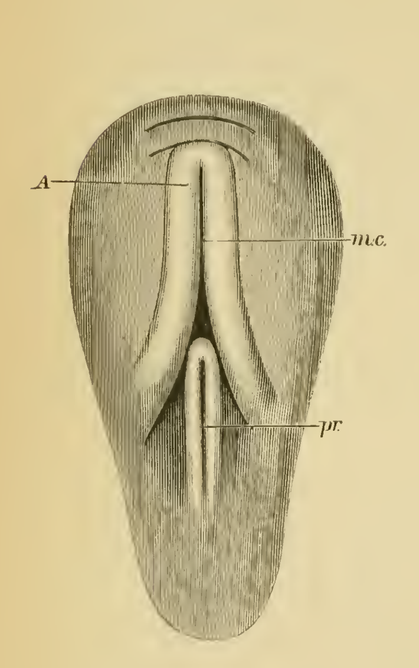


Fig. 253.
Keimscheibe (heller Fruchthof) des Hühnereies nach 18 Stunden Bebrütung (Balfour, Hertwig):
p.r. Primitivrinne, *m.c.* Medullarfurche, *A* Medullarplatten (Rückenwülste), vor denselben liegt die Grenzrinne und die Amnionfalte.

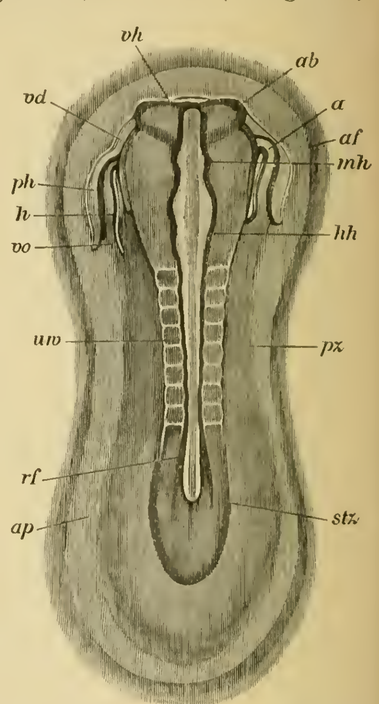


Fig. 254. Kaninchenembryo vom 9. Tage, von der Rückenfläche (Kölliker) 21fach vergrössert: *stz* Stammzone, *pz* Parietalzone; 8 Paar Ursegmente: *uw* Ursegment, *ap* heller Fruchthof, *rf* Rückenfurche, *vh* Vorderhirn, *ab* Augenblasen, *mh* Mittelhirn, *hh* Hinterhirn, *h* Herz, *ph* Pericardialtheil d. Leibeshöhle, *af* Amnionfalte, *vo* Vena omphalo-mesenterica.

Auf Querschnitten (s. Fig. 255) erkennt man, dass sie aus den Zellen der äusseren dorsalen Mesodermschicht entstehen. Sie bilden die Anlage der Skelettmuskeln (quergestreiften) des Körpers. In die Zwischenräume derselben wachsen von der Chorda aus die Wirbelbögen hinein. Die ventrale Schicht des Mesoderms segmentirt sich nur beim Amphioxus, bei allen übrigen Wirbelthieren bleibt sie ungetheilt und bildet die Seitenplatten. Durch Auseinanderweichen eines parietalen und visceralen Mittelblattes derselben entsteht eine einheitliche Leibeshöhle. Bei niederen Wirbelthieren tritt es deutlich hervor, dass alle diese Vorgänge auf Faltung und Abschnürung beruhen.

Die Eier der Reptilien, Vögel und Säugethiere umgeben sich zum Schutze und zum Zwecke der Ernährung und Athmung mit besonderen Eihäuten. Der Embryo grenzt sich durch eine immer tiefer werdende Falte von der Keimblase ab; die Ränder dieser Falte erheben sich über den Rücken des Embryo, wachsen einander entgegen und vereinigen sich. Das innere Blatt dieser Falte verwächst zu einer zusammenhängenden Haut, dem Amnion (Schafhaut), welche den Embryo zunächst umgiebt. Das äussere Blatt legt sich rings der Eihülle (Zona) an und bildet bei den Säugethieren mit dieser das Chorion. Auf der Oberfläche des ganzen Chorion entstehen Zotten, welche sich in das Gewebe der Uterusschleimhaut einsenken und der Ernährung dienen. Gleichzeitig wird das Material der Dotterblase immer mehr aufgesogen, so dass der Embryo im Wachsen nach der Mitte des Eies gleichsam einsinkt. In dem Maasse, als die Dotterblase sich verkleinert, wächst aus dem hinteren Ende des Darmrohres, der Cloake, ein embryonales Organ, die Allantois (der Harnsack), hervor, in die Höhle zwischen Dottersack und Chorion hinein. Dieselbe besteht aus einem hohlen

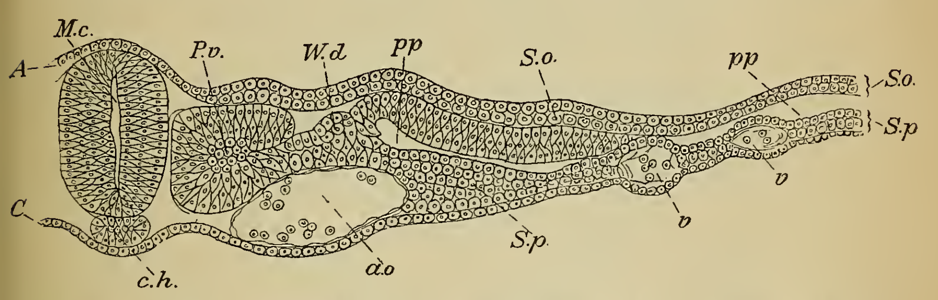
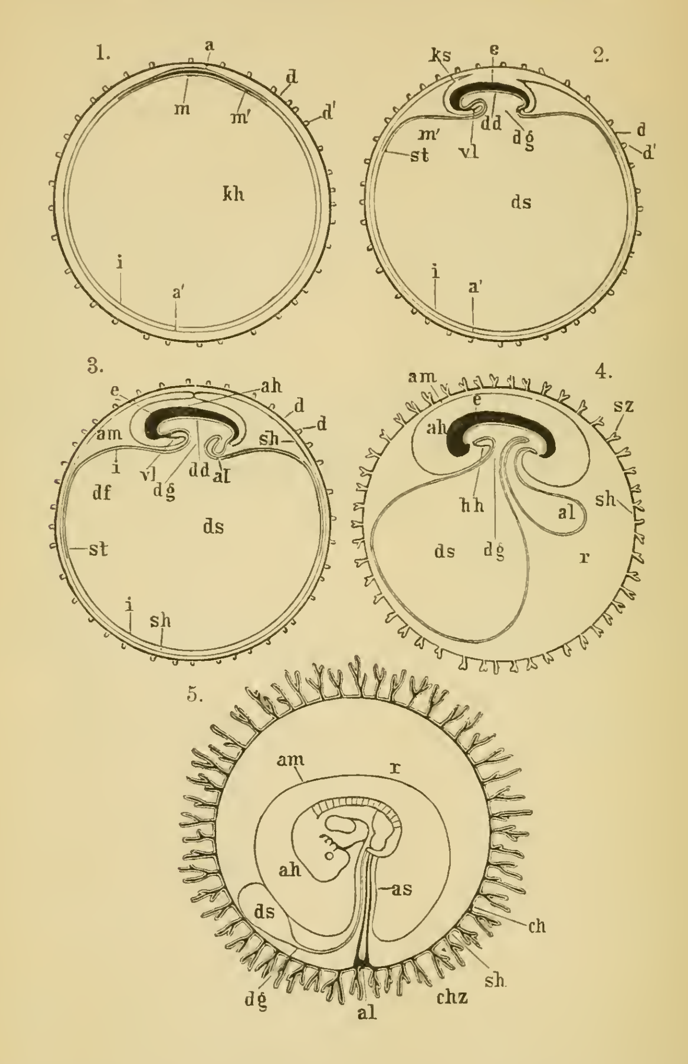


Fig. 255. Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryos von 45 Stunden (Bulfour, Hertwig): *P.v.* Ursegment, *S.o.* Seitenplatten, *pp* Leibeshöhle, *M.c.* Medullarrohr, *S.p.* Darmplatte, *c.h.* Corda, *A* äusseres, *C* inneres Keimblatt, *a.o* Aorta, *v* Blutgefäss, *W.d* Wolff'scher Gang.

Sacke, in welchen sich embryonale Harnproducte (Allantoin) entleeren. Der innere Theil verwandelt sich weiter in die Harnblase, der äussere legt sich dem Chorion an und bildet mit diesem die Placenta. Die Verbindung der Allantois zwischen Harnblase und Nabel ist der Urachus, welcher obliterirt (Lig. vesico-umbilicale). Die Figg. 256, 1—5 geben ein Bild dieser Vorgänge in aufeinanderfolgenden Stadien.

Während die Placenta foetalis sich ausbildet, verschwinden an dem übrigen Eiumfange die Zotten des Chorion. Die Placenta wird mit Blutgefässen versehen, senkt sich mit ihren Zotten in die Vertiefungen der Uterusschleimhaut ein, welche die mütterliche Placenta bildet, und übernimmt so die Ernährung des Fötus. Bei vielen Säugethieren (Deciduatae) und dem Menschen entsteht durch Einsenkung des Eies in die Uterusschleimhaut oder Umwachsung desselben eine derbe äussere Eihülle, die Decidua. Während das Ei wächst, stülpt es die Decidua vor sich her. Man unterscheidet daher die Decidua vera, welche den freien Theil der Uteruswand bekleidet, die Decidua reflexa, welche das Ei überkleidet, und die Decidua serotina, welche die Placenta uterina bildet (s. Fig. 257).

Fig. 256. Entwicklung der Eihüllen des Säugethiers (Kölliker).
Fig. 1—4 Längsschnitt des Embryo.
1. Ei mit Zona pellucida, Keimblase, Fruchthof und Embryonalanlage.
2. Bildung des Dottersacks und des Amnions.
3. Vereinigung der Amnionfalten; Anlage der Allantois.
4. Sack des Amnion; seröse Hülle; Wachsen der Allantois; Bildung der Mund- und Afteröffnung
5. Junges menschliches Ei; die Allantois hat sich an die seröse Schicht des Chorion angelegt; Vergrösserung der Amnionhöhle; Rückbildung des Dottersackes.



d Dotterhaut, *d'* Zöttchen derselben, *sh* seröse Hülle, *sz* Zotten, *ch* Chorion, *chz* Chorionzotten zur Bildung der Placenta; *am* Amnion, *ks* Kopfscheide desselben, *ss* Schwanzscheide desselben, *ah* Amnionhöhle, *as* Nabelstrang mit Amnionscheide, *aa'* äusseres Keimblatt, *mm'* mittleres Keimblatt, *i* inneres Keimblatt, *dd* embryonaler Theil des inneren Keimblattes, *df* Area vasculosa, *st* Sinus terminalis, *kh* Höhle der Keimblase, *ds* Dottersack, *dg* Stiel des Dottersacks, *al* Allantois, *e* Embryo, *r* Raum zwischen Chorion und Amnion mit eiweissreicher Flüssigkeit, der mit der Leibeshöhle communicirt, *vl* ventrale Leibeswand, *hh* Herzhöhle.

4. Die Entwicklung der verschiedenen Organsysteme.

a) Das Gefässsystem.

Die erste Anlage des Gefässsystems beginnt, wie oben erwähnt, in der Umgebung des Fruchthofes, in der Area vasculosa, aus den Zellen des Mesenchyms. An ihrer Grenze hört das mittlere Keimblatt auf. Die Area vasculosa wird von der Area vitellina umgeben, beide

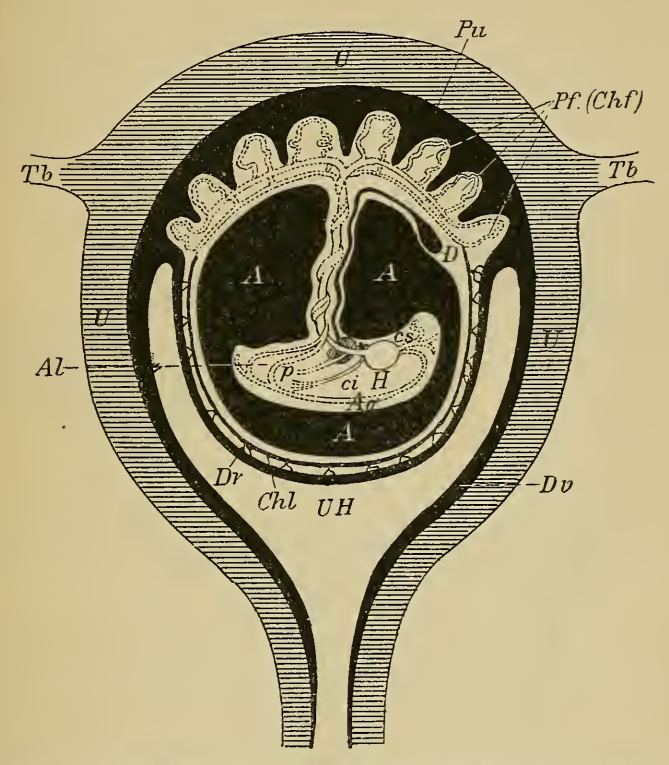


Fig. 257. Schematischer Längsschnitt durch die schwangere Gebärmutter (Wiedersheim, Hertwig): *U* Gebärmutter, *Uh* Höhle derselben, *Tb* Tube, *Dv* und *Dr* Decidua vera u. reflexa, *Pu* Placenta uterina, *Pf.* Placenta foetalis (*Chf* Chorion frondosum), *Chl* Chorion laeve, *A* Amnionhöhle, *D* Dotterbläschen, *Al* Nabelgefässe, + Leber, *H* Herz, *Ao* Aorta, *ci* uud *cs* Vena cava inf. u. sup., *p* Vena portarum.

bilden die Area opaca des Fruchthofes. Bis zur Grenze der Area vitellina reicht das innere Keimblatt.

An der Grenze der Area vasculosa entsteht die Randvene (Sinus terminalis). Von hier aus wachsen die Blutgefässe durch den hellen Fruchthof in den embryonalen Körper hinein, indem von der Wand der hohlen Gefässe solide Sprossen ausgehen, die netzförmig auswachsen und sich aushöhlen. So dringen die entstehenden Gefässe allmählig zwischen Darmdrüsenblatt und visceralem Mittelblatt in den Embryo ein.

Bei den Amphibien entsteht das Herz aus einem einfachen Ge-

fässrohr, bei den Vögeln und Säugethieren dagegen aus zwei symmetrisch in der Kopfdarmhöhle sich bildenden Gefässrohren, den Aorten, welche, indem sie nach der Mittellinie zusammenrücken, sich zum Herzen vereinigen.

In der Fig. 258 sieht man auf einem Querschnitt durch die Kopfdarmhöhle eines Kaninchenembryo die Epithelschicht des Herzens *ihh*. Das viscerale Mittelblatt *dfp* hebt sich an dieser Stelle vom Darmdrüsenblatt *sw* ab und umgiebt als Muskelwand (Myocard) *ahh* die Epithelschicht (Endocard). Indem das Darmdrüsenblatt sich zum Darmrohr schliesst, nähern sich die beiden Herzanlagen und vereinigen sich vor dem Darmrohr in dem ventralen Mensenterium. Aus dem Herzen treten zwei zur Rückenaorta sich vereinigende Aortenbögen aus, aus welcher die Arteriae omphalo-mesentericae entspringen, welche sich in der Area vasculosa verzweigen. Aus dieser wird das Blut durch die oberen und unteren Dottervenen wieder in das Herz zurückgeführt. Der

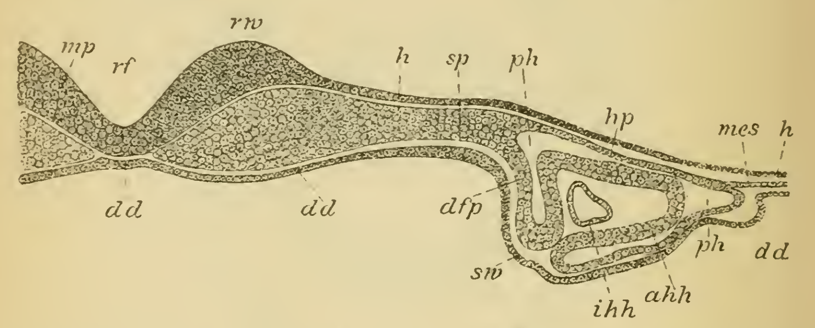


Fig. 258. Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchenembryo vom 9. Tage (Kölliker, Hertwig): *rf* Rückenfurche, *mp* Medullarplatte, *rw* Rückenwulst, *hh* äusseres, *dd* inneres Keimblatt, *dd'* Chordaverdickung desselben, *sp* ungetheiltes Mittelblatt, *hp* parietales, *dfp* viscerales Mittelblatt, *ph* Pericardialtheil der Leibeshöhle, *ahh* Muskelwand des Herzens, *ihh* Epithelschicht des Herzens, *mes* seitliches ungetheiltes Mittelblatt, *sw* Darmfalte zur Bildung der ventralen Schlundwand.

Dotterkreislauf (Fig. 259) ist die erste Anlage des Gefässsystems und hat die Aufgabe, das Dottermaterial dem Embryo zuzuführen. Von dem Sinus terminalis aus wachsen die Gefässe über die ganze Dotterblase. In dem Maasse, als die Dotterblase sich verkleinert und die Allantois wächst, nehmen die Gefässe des Dotterkreislaufs an Grösse ab, während die der Allantois und der daraus entstehenden Placenta, die Nabelgefässe, an Mächtigkeit zunehmen. Aus dem Körper des Embryo fliesst das Blut durch die beiden oberen und unteren Cardinalvenen zum Herzen zurück.

Das Herzrohr verwandelt sich durch starkes Längenwachsthum in einen **S**-förmig gekrümmten Schlauch, der sich durch Biegung und Knickung in Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus sondert. Durch Auswachsen einer Scheidewand entsteht rechte und linke Herzhälfte; rechter und linker Vorhof bleiben aber durch die Valvula Eustachii mit einander verbunden. Der Truncus arteriosus theilt sich in die bleibende Aorta und A. pulmonalis, welche durch den Ductus arter. Botalli mit einander communiciren. Das in den rechten Vorhof einströmende Venenblut des Fötus fliesst daher zum Theil durch die Valvula Eustachii, den linken Vor-

hof, den linken Ventrikel in die Aorta, zum Theil durch den rechten Ventrikel, die A. pulmonalis und den Ductus Botalli ebenfalls zur Aorta, während nur geringe Mengen durch die Lungen hindurchströmen. Die beiden Arteriae umbilicales entspringen aus den Theilungen der Aorta abdominalis, die später die Art. iliacae bilden, und führen der Allantois und später der Placenta das fötale Blut zu, welches sich daselbst in arterielles Blut verwandelt und durch die Vena umbilicalis (Anfangs doppelt) zurückgeleitet wird. Inzwischen haben sich die Ursprünge der oberen Cardinalvenen am

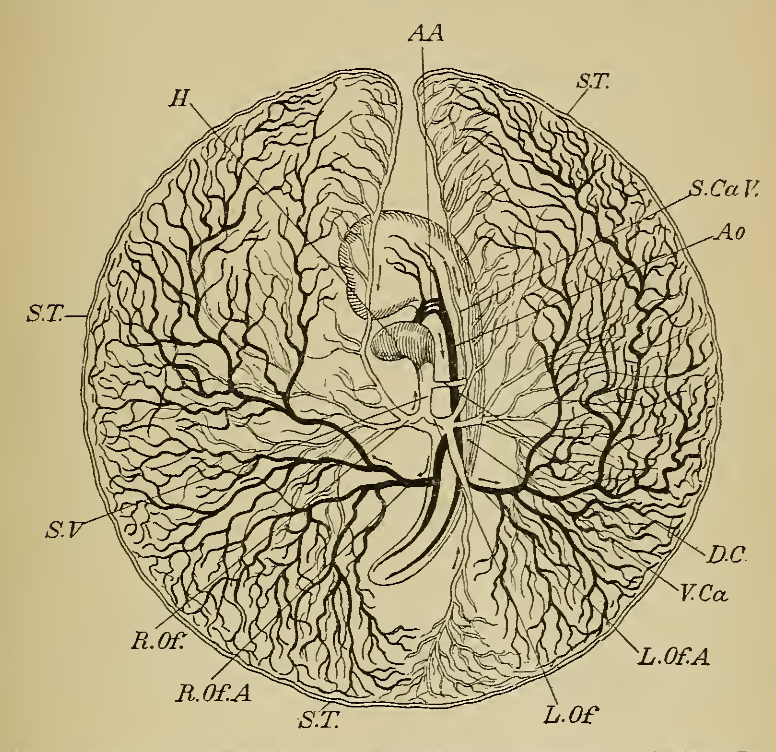


Fig. 259. Schema des Gefässsystems des Dottersackes beim Hühnchen am Ende des 3. Bruttages (Balfour, Hertwig). Die vom Ei abgelöste Keimhaut von der unteren Fläche gesehen. In der Mitte der helle Fruchthof mit dem Embryo, umgeben von der Area vasculosa: *HH* Herz, *AA* Aortenbogen, *L.Of.A* linke, *R.Of.A* rechte Dotterarterie, *S.T.* Sinus terminalis, *L.Of* linke, *R.Of.* rechte Dottervene, *S.V* Sinus venosus, *D.C* Ductus Cuvieri, *S.CaV.* obere, *V.Ca* untere Cardinalvene. Arterien schwarz, Venen hell.

Herzen zur oberen Hohlvene umgebildet, und zugleich ist die untere Hohlvene aus einem unpaaren Stämmchen an der rechten Seite der Aorta herangewachsen. Die Reste der oberen Cardinalvenen wandeln sich in die äusseren Jugularvenen, die Reste der unteren Cardinalvenen in die Vena azygos und hemiazygos um. Das Blut der Nabelvene ergiesst sich in die Pfortader und fliesst Anfangs durch die Leber hindurch, dann aber durch einen sich bildenden kürzeren Nebenweg, durch den Ductus venosus Arantii, in die untere Hohlvene. Dieser sowohl wie der Ductus Botalli obliteriren nach der Geburt.

Das Arteriensystem erleidet folgende Wandelungen. Die fünf Paar Kiemenbögen oder Schlundbögen (s. S. 718), welche am Schlunddarm auftreten und bei den kiemenathmenden Fischen dauernd bleiben, erhalten fünf Paar Gefässbögen, welche die Kiemen der Fische versorgen (s. Fig. 260, *1*—*5*). Während die Kiemenbögen bei den höheren Wirbelthieren sich in andere Organe umwandeln, erhalten auch die fünf Gefässbögen andere Verwendung. In Fig. 261 ist die Umänderung der Gefässbögen beim Säugethier dargestellt, indem die entwickelten Gefässbahnen schwarz ausgefüllt, die rückgebildeten leer gelassen sind. Der Truncus arteriosus hat sich in bleibende Aorta und

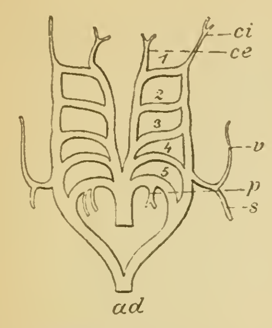


Fig. 260. Schlundbogengefässe des Embryo eines amnioten Wirbelthieres (Rathke, Hertwig): *1*—*5* erster bis fünfter Aortenbogen, *ad* Aorta dorsalis, *ci* Carotis interna, *ce* Carotis externa, *v* Vertebralis, *s* Subclavia, *p* Pulmonalis.

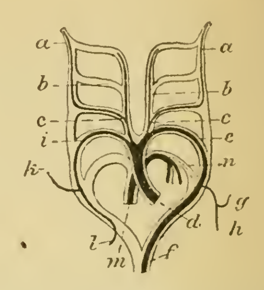


Fig. 261. Umwandlung der Schlundbogengefässe beim Säugethiere: *a* Carotis interna, *b* Carotis externa, *c* Carotis communis, *d* Körperaorta, *e* vierter Bogen der linken Seite, *g* linke, *k* rechte Vertebralarterie, *h* linke, *i* rechte Subclavia (vierter Bogen der rechten Seite), *l* Fortsetzung der rechten Subclavia, *m* Lungenarterie, *n* Ductus Botalli.

Pulmonalis gespalten. Der vierte linke Gefässbogen hat sich in den Arcus aortae verwandelt, während der vierte rechte Gefässbogen zur Anonyma und Subclavia dextra geworden ist. Die Pulmonalis setzt sich in den fünften Gefässbogen fort und bleibt auf der linken Seite durch den Ductus Botalli mit der Aorta verbunden. Die rechte Seite des fünften Gefässbogens verschwindet bis auf den rechten Pulmonalast gänzlich. Die Entstehung der Subclavia sinistra, der Carotiden und Vertebralarterien ergiebt sich aus der Figur.

b) Das Nervensystem.

Das Medullarrohr schliesst sich von vorn nach hinten zu einem vom Ectoderm abgeschnürten Organe ab. Aus den hohen Epithelzellen desselben entstehen durch Vermehrung die Nervenzellen und Fasern. Der im Innern liegende Centralcanal erweitert sich am Kopfende durch starkes Wachsthum daselbst zu drei primären Gehirnblasen, die durch seichte Einschnürungen von einander getrennt sind, in das Vorderhirn, Mittelhirn und Hinterhirn. Durch stärkeres Wachsthum auf der dorsalen Seite des Gehirns entsteht die Kopfbeuge und Nackenbeuge des Gehirns. Dazwischen entsteht eine nach vorn convexe Krümmung, die Brückenbeuge, in der Gegend der späteren Varolsbrücke. Im weiteren Verlaufe tritt eine Sonderung des Hinterhirns in das Kleinhirn- und Nachhirnbläschen auf. Alsdann theilt sich das Vorderhirn in zwei Hälften, die Hemisphären des Grosshirns. Zwischen

diesen und dem Mittelhirn unterscheidet man noch das Zwischenhirn, so dass alsdann fünf Gehirnblasen vorhanden sind.

Die Figuren 262 und 263 erläutern diese Verhältnisse. Aus dem fünften Gehirnbläschen entsteht verlängertes Mark mit der Rautengrube und der epithelialen Decke, durch welche die Tela chorioidea post. (hinteres Adergeflecht) in die Hirnhöhlen einwächst; aus dem vierten Gehirnbläschen entstehen der obere Theil des verlängerten Markes und das Kleinhirn. Aus dem dritten Gehirnbläschen, dem Mittelhirnbläschen, bilden sich die Grosshirnstiele und die Vierhügel; seine Höhlung verengt sich zum Aquaeduct. Sylvii. Aus dem zweiten, dem Zwischenhirnbläschen, entstehen die Wandungen des dritten Ventrikels, seitlich die Thalami optici, am Boden das dünnwandige Infundibulum mit der Hypophysis, und oben eine epitheliale Deckplatte, durch welche die Tela chorioidea ant. (vorderes Adergeflecht) von der Pia mater her eindringt. Aus dem hinteren Theile der Deckplatte entwickelt sich die

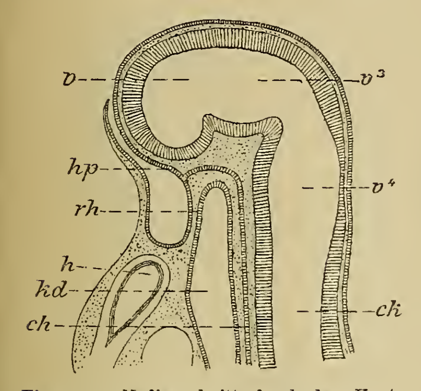


Fig. 262. Medianschnitt durch den Kopf eines 6 mm langen Kaninchenembryo (Mihalkovicz, Hertwig): *rh* Rachenhaut, *hp* Anlage der Hypophyse, *h* Herz, *kd* Kopfdarmhöhle, *ch* Corda, *v* Ventrikel des Grosshirns, *v*³ dritter Ventrikel des Zwischenhirns, *v*⁴ vierter Ventrikel des Hinter- und Nachhirns, *ck* Centralcanal des Rückenmarkes.

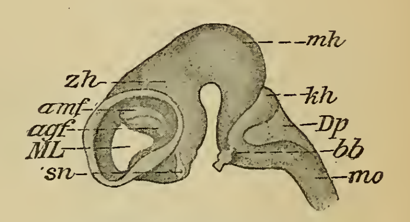


Fig. 263. Gehirn eines 16 mm langen Kaninchenembryo in der linken Seitenansicht. Die äussere Wand des linken Grosshirnmantels ist entfernt (Mihalkowicz, Hertwig): *sn* Sehnerv, *ML* Monro'sches Loch, *agf* Adergeflechtsfalte, *amf* Ammonsfalte, *zh* Zwischenhirn, *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge), *kh* Kleinhirn, *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels, *bb* Brückenbeuge, *mo* Medulla oblongata.

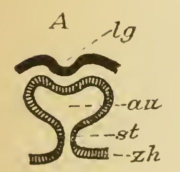
Zirbeldrüse, welche von Einigen für ein rückgebildetes unpaares Parietalauge gehalten wird. Das erste oder Grosshirnbläschen, welches sich jederseits aus dem Vorderhirn abgrenzt, schliesst die Seitenventrikel ein, die durch das Foramen Monroi mit dem dritten Ventrikel communiciren. An seiner Basis verdickt es sich zum Corpus striatum, seine Decke wächst zu den Windungen der Hirnrinde aus und überwuchert nach hinten hin die übrigen Gehirntheile bis zum Kleinhirn. Die beiden Hemisphären bleiben durch den Balken verbunden; aus ihrem vorderen Ende wächst der Lobus olfactorius hervor.

Die peripheren Nerven wachsen aus den Centralorganen in die mittleren Keimblätter hinein. Die motorischen (centrifugalen) Nervenfasern gehen als Fortsätze aus den Ganglienzellen des Rückenmarks und Gehirns hervor, die sensibeln (centripetalen) Nervenfasern nehmen ihren Ursprung aus den Spinalganglien und den ihnen analogen Ganglien der Hirnnerven. Die Spinal-

ganglien sondern sich frühzeitig, beim Schluss des Medullarrohres, von dem Mark ab. Aus ihnen wachsen die sensibeln Fasern nach der Peripherie, wie nach dem Centrum hin aus (His, s. S. 466). Die sympathischen Ganglien sollen aus dem ventralen Theile der Spinalganglien hervorgehen (Balfour).

c) Die Sinnesorgane.

Das Auge entsteht aus der Augenblase, welche sich aus der Seitenwand der primären Vorderhirnblase nach Aussen hervorstülpt. Der Stiel der Augenblase wird zum Sehnerven. Zugleich stülpt sich das anliegende Ectoderm zur Linsengrube nach Innen ein und treibt die Augenblase ebenfalls nach Innen ein, so dass sie eine becherförmige Gestalt mit doppelter Wand annimmt (s. Fig. 264 *A* und *B*). Die Linse schnürt sich vom Ectoderm ab; eine zweite Einstülpung, bestehend aus



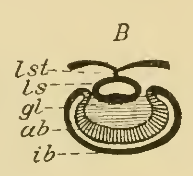


Fig. 264. Schema der Entwicklung des Auges (Hertwig):
A. Die primäre Augenblase *au*, durch einen hohlen Stiel *st* mit dem Zwischenhirn *zh* verbunden, wird durch die Linsengrube *lg* nach Innen eingestülpt,
B. Die Linsengrube hat sich zum Linsensäckchen *ls* abgeschnürt. Die Augenblase hat sich in den Augenbecher umgewandelt; *ib* innere, *ab* äussere Wandung desselben, *lst* Linsenstiel, *gl* Glaskörper.

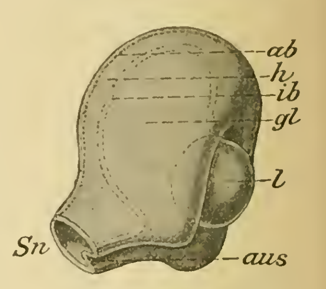


Fig. 265. Plastische Darstellung des Augenbechers mit Linse und Glaskörper (Hertwig):
ab äussere Wand des Bechers, *ib* innere Wand desselben, *h* Hohlraum zwischen beiden Wänden, welcher verschwindet; *Sn* Anlage des Sehnerven (Augenstiel mit Rinne), *aus* Augenspalte, *gl* Glaskörper, *l* Linse.

Bindegewebe und Gefässen, drängt sich von unten her zwischen Augenblase und Linse ein und bildet den Glaskörper. Es entsteht dadurch an der unteren Seite des Auges eine bis in den Stiel der Augenblase reichende Spalte, welche allmählig wieder zuwächst (s. Fig. 265). Der Hohlraum zwischen der äusseren und inneren Wandung des Augenbechers verschwindet, die innere Wandung wird zur Retina, die äussere zum Pigmentepithel. Die Fasern des Sehnerven wachsen zum Theil aus den Ganglienzellen der Retina, zum Theil aus denen der Gehirncentra aus. Die Sclera, Cornea und Uvea entstehen aus den einwandernden Mesenchymkeimen, die Augenlider und die Conjunctiva aus dem Ectoderm. Die Augenlidränder verwachsen zunächst und lösen sich beim Menschen einige Zeit vor der Geburt.

Das Gehörorgan besteht in seiner Uranlage aus dem Hörbläschen, welches sich vom Ectoderm aus in die Kopfwand einsenkt und sich abschnürt. Aus diesem entsteht das Labyrinth. Bei vielen wirbellosen Thieren bleibt das Hörbläschen durch eine Oeffnung oder einen Canal mit der Haut verbunden, ebenso bei den Selachiern. An einigen Stellen verwandeln sich die Epithelzellen zu Haarzellen und bilden da-

selbst die Cristae oder Maculae acusticae. Im Innern der Hörbläschen entstehen die Otolithen.

Die einzelnen Abschnitte des Labyrinths entwickeln sich durch Abschnürungen und Ausstülpungen des Hörbläschens (s. Fig. 266). Der nach oben gerichtete Fortsatz (Recessus labyrinthi) ist wahrscheinlich der Rest des ursprünglichen Canals und verwandelt sich in den Ductus endolymphaticus. Durch eine Querfalte sondert sich das Labyrinth in einen oberen und unteren Theil. Der obere Theil entwickelt sich zum Utriculus mit den drei halbzirkelförmigen Canälen, der untere Theil in den Sacculus mit der Schnecke (s. Fig. 223, S. 673). Beide grenzen sich bei den Säugethieren von einander ganz ab, setzen sich aber durch je ein Canälchen in den Ductus endolymphaticus (Recessus labyrinthi) fort. Der Sacculus schnürt sich ferner gegen die Schnecke ab und bleibt mit ihr durch den engen Canalis reuniens verbunden.

Die Bildung der knöchernen Hüllen des Labyrinths und dessen Versorgung mit Blutgefässen geschieht, wie beim Auge und anderen Organen, von dem Mesenchymblatt aus, in welches sich das Hörbläschen einsenkt.

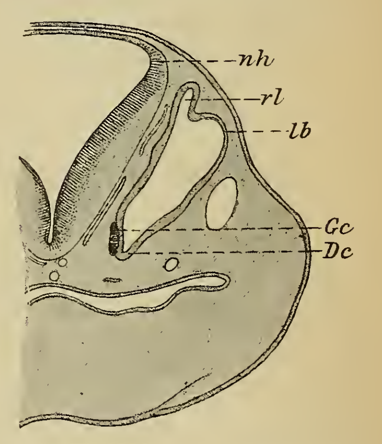


Fig. 266. Senkrechter Schnitt durch die Labyrinthblase eines Schafembryo von 1,3 cm Länge, 30fach vergr. (Böttcher, Hertwig): *nh* Wand des Nachhirns, *rl* Recessus labyrinthi, *lb* Labyrinthbläschen, *Gc* Ganglion cochleare, *Dc* Anlage des Schneckencanals.

Der R. cochlearis des Hörnerven entsteht zum Theil aus dem Ganglion cochleare, welches, analog einem Spinalganglion, vom Nervenrohr abgelöst, der inneren Wand des Hörbläschens dicht anliegt, und wächst von diesem aus in das Labyrinth wie in das Nachhirn hinein. Der R. vestibularis scheint ebenfalls aus den Vestibularganglien (Intumescentia ganglioformis Scarpae) hervorzugehen. Ueber die Funktion der Bogengänge und ihrer Nerven (Gleichgewichtsorgane) siehe S. 534.

Die Theile des Mittelohres und äusseren Ohres, die Paukenhöhle, Gehörgang, Ohrmuschel u. s. w. sind secundäre Bildungen, welche erst bei den in der Luft hörenden Thieren hinzugetreten sind. Der Gehörgang, die Trommelhöhle und die Tuba Eustachii entstehen aus der ersten Kiemenspalte (Schlundspalte, s. S. 718), das Trommelfell aus der Verschlussplatte desselben. Der Hammer und Ambos sind Producte des ersten, der Steigbügel des zweiten Kiemenbogens.

Die Geruchsorgane entstehen durch zwei Einstülpungen des Ectoderms, welche die Riechgrübchen bilden. Das Epithel derselben entwickelt sich zu den Riechzellen. Der Bulbus olfactorius wächst den Riechgrübchen entgegen. Die Fasern des N. olfactorius scheinen von den Riechgrübchen in den Bulbus einzuwachsen. (Die Entwicklung der Nasenhöhle siehe S. 719.)

Die Geschmacksorgane entwickeln sich aus der Schleimhaut der Mundhöhle und Zunge, die Sinnesorgane der Haut aus dem Ectoderm.

d) **Die Kiemenbögen, der Darmcanal und seine Anhangsgebilde.**

Das obere Ende des Darmrohres, die Schlundhöhle, wird bei allen durch Kiemen athmenden Wirbelthieren von mehreren Spalten durchbrochen. Die hierdurch entstehenden Kiemenbögen bestehen aus einer Mesodermschicht, welche aussen vom Ectoderm, innen vom Entoderm bekleidet ist. Durch Wachsthum von Kiemen an ihrer Schleimhautfläche verwandeln sie sich bei Fischen in Athmungsapparate. Dieselbe Bildung tritt im Laufe der Entwicklung bei allen höheren Wirbelthieren auf, woraus zu schliessen ist, dass sie von kiemenathmenden Thieren abstammen. Aber durch einen Funktionswechsel haben sich die Kiemen- oder Schlundbögen in andere Organe umgewandelt, in dem Maasse, als die Lunge sich zu einem Athmungsorgane umgebildet hat. Ein Bild dieser Metamorphose geben die Amphibien, welche im Larvenzustande durch Kiemen, später durch Lungen athmen.

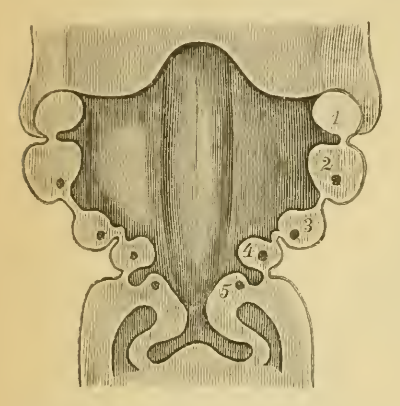


Fig. 267. Frontalschnitt des menschlichen embryonalen Mundrachenraumes (nach His): *1—4* die Schlund- oder Kiemenbögen, zwischen denen die Schlundfurchen liegen. Man sieht die Querschnitte des zweiten bis fünften Schlundbogengefässes.

Während bei den Fischen die Kiemenspalten nach Aussen durchbrechen, bleiben bei den höheren Wirbelthieren die Kiemenbögen durch dünne Verschlussmembranen mit einander verbunden, wie dies in Fig. 267 dargestellt ist. Es entstehen beim Säugethier vier Paar Kiemenbögen (Schlund- und Visceralbögen), zwischen denen vier Paar Kiemenspalten oder Schlundfurchen erscheinen. Aus dem ersten Kiemenbogen entsteht der Unterkiefer, der Hammer und Ambos; er treibt nach oben hin den Oberkieferfortsatz, von welchem wiederum der Gaumenfortsatz ausgeht. Das Verbindungsstück zwischen Hammer und Unterkiefer, der Meckel'sche Knorpel, verschwindet und lässt den langen Fortsatz des Hammers (Proc. folianus) zurück, der beim Fötus sehr lang ist. Aus dem zweiten Kiemenbogen entstehen der Steigbügel, der M. stapedius, die Eminentia pyramidalis, der Processus stylohyoideus und das kleine Horn des Zungenbeins. Zwischen dem ersten und zweiten Kiemenbogen bleibt die erste Kiemenspalte als äusserer Gehörgang, Trommelhöhle und Tuba Eustachii bestehen. Aus dem dritten Kiemenbogen entstehen Körper und grosses Horn des Zungenbeins. Der vierte Kiemenbogen rückt in die Brusthöhle und trägt die entsprechenden Gefässbögen (Aorta und Subclav. dextr.). Aus den unteren Kiemenbögen bilden sich auch Thymus und Schilddrüse.

Das oberste Ende des Darmrohres ist anfänglich blind geschlossen; diesem wächst von Aussen die Mundbucht, als eine Einstülpung des Ectoderms, entgegen (s. Fig. 262). Das primitive Gaumensegel, welches beide trennt, reisst alsdann ein. Die Mundbucht wird oben vom Stirnfortsatz des Schädels, seitlich von dem Oberkieferfortsatz und unten von dem Unterkieferfortsatz des ersten Kiembogens begrenzt.

Aus dem Stirnfortsatz wachsen zu beiden Seiten die Nasenfortsätze, welche das Riechgrübchen umschliessen. Die Augengrube steht mit der Nasengrube durch die Augennasenfurche in Verbindung, welche sich in den Ductus nasolacrymalis umwandelt. Die Nasengrube öffnet sich Anfangs durch eine Furche in die Mundbucht. Indem diese sich vorn schliesst und die Gaumenplatten einander nach Innen entgegenwachsen, wird die Nasenhöhle gegen die Mundhöhle abgegrenzt. Eine unvollkommene Verwachsung der Furche erzeugt die Hasenscharte (Lippenspalte), eine solche der Gaumenplatten den Wolfsrachen. Die Zunge entsteht aus einer vorderen und hinteren Anlage auf dem Boden der Mundhöhle.

An dem geradgestreckten primitiven Darmrohr erscheint zuerst der Magen als spindelförmige Erweiterung. Durch starkes Längenwachsthum entstehen die vielfachen Krümmungen und Windungen des Darmcanals, während zugleich das mit der Wirbelsäule verwachsene Mesenterium die Befestigungen bildet.

Alle Anhangsgebilde des Darmrohres, die Lungen und die Verdauungsdrüsen, entstehen durch Ausstülpungen des Entoderms, welche in das Cölom hineinwachsen. Die Entodermzellen liefern die Epithelien und secernirenden Zellen dieser Organe, das Mesoderm und Mesenchym liefern das Bindegewebe, glatte Muskeln, die Gefässe und die serösen Einhüllungen derselben.

Die Lungen entstehen am Athmungsdarm aus zwei kleinen Bläschen an der ventralen Seite desselben. Sie haben sich, wie es scheint, aus der Schwimmblase der Fische durch Funktionswechsel herausgebildet (Gegenbaur). Die Leber beginnt unterhalb des Pylorus als paariges Gebilde hervorzusprossen (siehe Fig. 268). Die kleineren Drüsen des Magens und Darms entstehen durch Einwachsen des Epithels in die Schleimhaut.

Fig. 268. Darmrohr des menschlichen Embryo (His): *Lg* Lunge, *Mg* Magen, *P* Pancreas, *Lbg* Lebergänge, *Ds* Dottergang.

Während der Urmund und der Ductus neurentericus sich schliessen, bildet sich die bleibende Analöffnung des Darmes, indem das Ectoderm sich gegen das Entoderm einsenkt und beide wie am Gaumen einreissen. Der Rest des Ductus neurentericus, der Schwanzdarm, verkümmert.

e) Die Harn- und Geschlechtsorgane.

Die Harn- und Geschlechtsorgane niederer wirbelloser Thiere (Würmer) bestehen aus zum Theil verzweigten Canälen an den Längsseiten des Körpers, von welchen die Excretionsstoffe und die Keime nach Aussen abgeschieden werden. Anfangs communiciren sie mit der Darmhöhle, dann nach der Ausbildung eines Cöloms mit diesem und münden nach Aussen. Von diesen primitiven Excretionsorganen können die Urogenitalapparate der Wirbelthiere phylogenetisch abgeleitet werden.

Bei allen Wirbelthieren tritt zu beiden Seiten zwischen den Ur-

segmenten und den Seitenplatten ein vom Kopfdarm bis zum Enddarm längs verlaufender Canal, der Urnierengang oder Wolff'sche Gang auf. Seine Zellen scheinen bei höheren Wirbelthieren aus dem Mesoderm zu stammen. Aus dem Wolff'schen Gang spaltet sich bei niederen Wirbelthieren ventralwärts der Länge nach der Müller'sche Gang ab. Bei höheren Wirbelthieren nehmen auch die anliegenden Cölomepithelien an seiner Bildung Theil. Während der Wolff'sche Gang sich oben schliesst, öffnet sich der Müller'sche Gang oben trichterförmig in die Leibeshöhle und wird beim weiblichen Geschlecht zur Tube des Eileiters. Beide Gänge münden zunächst in den Sinus urogenitalis. Aus dem Wolff'schen Gang entsteht die Urniere, indem seiner

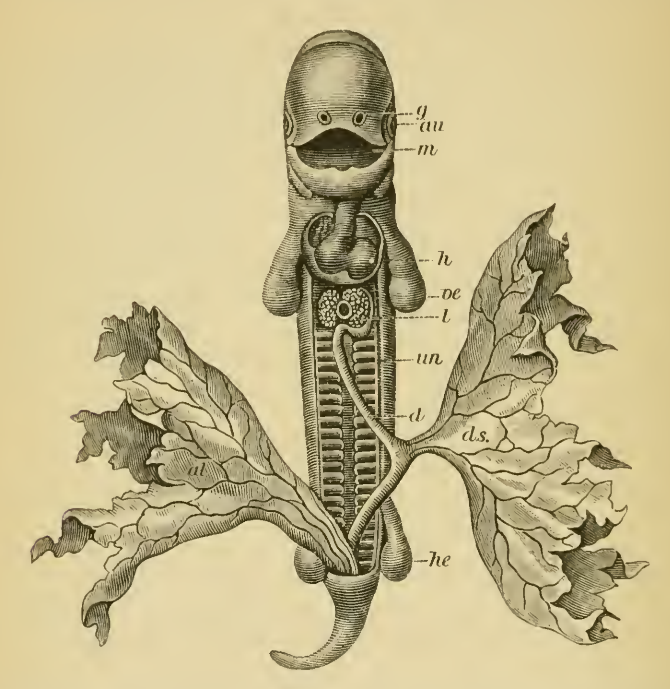


Fig. 269. Embryo eines Hundes von 25 Tagen (Bischoff): *d* Darmrohr, *ds* Dottersack, *al* Allantois, *un* Urniere, *l* die beiden Leberlappen, zwischen denen der Querschnitt der Vena omphalomesenterica sichtbar ist; *ve*, *he* vordere und hintere Extremität, *h* Herz, *m* Mund, *au* Auge, *g* Geruchsgrübchen.

ganzen Länge nach zwischen den Segmenten des Körpers Seitencanälchen entstehen, die Anfangs mit der Leibeshöhle communiciren, sich dann von ihr abschliessen und kugelige Ausstülpungen, die Malpighischen Körperchen, erhalten, in welche die Glomeruli hineinwachsen. Die Urniere bildet daher eine langgestreckte, kammförmig gestaltete Drüse (s. Fig. 269). In diesem Zustande der Entwicklung bleibt sie bei den Fischen bestehen; bei den Selachiern behalten die Canälchen ihre Oeffnungen in die Leibeshöhle.

Die bleibende Niere der höheren Wirbelthiere bildet sich aus dem unteren Ende der Urniere, indem zunächst der Ureter aus der dorsalen Wandung des Wolff'schen Ganges hervorwuchert und aus diesem die Marksubstanz mit den geraden Harncanälchen hervorsprosst.

Die Rindensubstanz mit den gewundenen Harncanälchen und den Malpighi'schen Körperchen scheint, wie die Harncanälchen der Urniere, aus einer besonderen Anlage des Cölomepithels hervorzugehen. Die übrigen Partien der Urniere verschwinden, bis auf den Urnierengang beim männlichen Geschlecht, welcher zum Samenleiter wird, und dem vorderen Abschnitt der Urniere, welcher die Samencanälchen liefert.

Aus dem Epithel des Cöloms neben dem Urnierengang und dem Müller'schen Gang differenzirt sich an der dorsalen Wand der Leibeshöhle in einem länglichen Streifen das Keimepithel, welches sich entweder zum Eierstock oder Hoden entwickelt.

Beim weiblichen Geschlecht ordnen sich die Eizellen (Ureier) unter Einwachsung von Bindegewebe in Schläuchen und dann in Follikeln an, aus denen die Graaf'schen Bläschen hervorgehen, die je ein Ei enthalten. Das vordere Ende des Müller'schen Ganges wird zur Tube und zum Eileiter, das hintere zum Uterus und zur Vagina. Der Urnierengang verschwindet hingegen beim weiblichen Geschlecht.

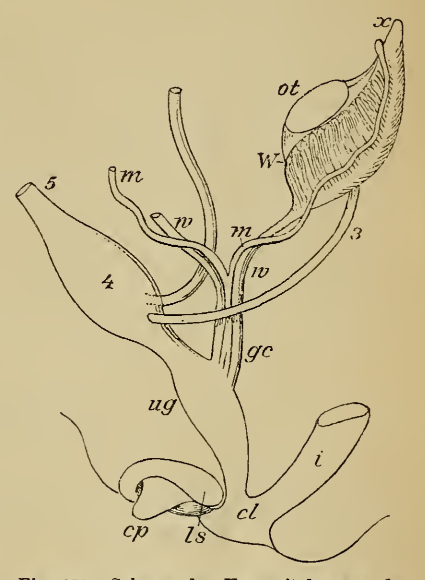


Fig. 270. Schema der Urogenitalorgane der Säugethiere aus frühem Stadium der Entwicklung (Allen Thompson, Hertwig). Das Ganze im Profil, der Urnierengang von vorn dargestellt: *3* Ureter, *4* Harnblase, *5* Urachus, *ot* Keimdrüse (Hoden oder Eierstock), *W* linke Urniere, *x* Zwerchfellsband der Urniere, *w* Urnierengang, *m* Müller'scher Gang, *gc* Genitalstrang aus Wolff'schem und Müller'schem Gang bestehend, *i* Mastdarm, *ug* Sinus urogenitalis, *cp* Geschlechtshöcker, *ls* Geschlechtswülste.

Beim männlichen Geschlecht wachsen aus dem Keimepithel die Ursamenzellen, auch in kleinen Follikeln geordnet. In diese wachsen die Canälchen des oberen Abschnittes der Urniere hinein und bilden die Samencanälchen (Tubuli recti) und den Nebenhoden. Der Urnierengang verwandelt sich in den Samenleiter und in die Samenbläschen, während der Müller'sche Gang beim männlichen Geschlechte verkümmert.

Später findet der Descensus testiculorum in den Hodensack durch den Leistencanal an dem Gubernaculum Hunteri statt, während der Eierstock in der Leibeshöhle verbleibt und in das kleine Becken hinabrückt.

Reste des Müller'schen Ganges beim männlichen Geschlecht sind vom oberen Ende desselben die Hydatide (ein Bläschen) des Nebenhodens und vom unteren Ende desselben der Sinus prostaticus (Uterus masculinus). Der obere Abschnitt der Urniere verkümmert beim Weibe zum Nebeneierstock. Bei manchen Thieren finden sich auch Reste des Urnierenganges am Uterus (Gartner'sche Canäle).

In einem frühen Stadium der Entwicklung (s. Fig. 270), in welchem der Müller'sche und der Wolff'sche Gang in den Sinus urogenitalis münden und die Urniere noch besteht, ist das Geschlecht noch nicht bestimmt. Der Sinus urogenitalis führt nach vorn in die sich er-

weiternde Harnblase, in welche die Ureteren eintreten; die Harnblase führt durch den Urachus in die Allantois. Indem letztere sich zur Placenta umbildet, schliesst sich der Urachus zum Ligamentum vesico-umbilicale. Der Sinus urogenitalis vereinigt sich mit dem Mastdarm zur Cloake. Auf diesem Zustand der Ausbildung bleiben die Ausführungswege des Darmes, der Harn- und Geschlechtsorgane bei Amphibien, Reptilien und Vögeln stehen. Bei den Säugethieren trennt eine Scheidewand der Cloake den After von den Harn- und Geschlechtswegen. Der Sinus urogenitalis wird beim Weibe zum Vorhof der Scheide, in welchen die kurze Harnröhre einmündet, beim männlichen Geschlecht verengt er sich zur Harnröhre (Pars prostatica und membranacea), in welche die Samenleiter einmünden.

Die äusseren Geschlechtstheile entwickeln sich aus dem Geschlechtshöcker, einer bindegewebigen Wucherung der Haut oberhalb der Cloake, aus den beiden Geschlechtsfalten zu beiden Seiten der Cloakenöffnung und den beiden Geschlechtswülsten, welche Höcker und Falten umgeben. Der Geschlechtshöcker wächst beim männlichen Geschlecht zum Penis aus, die Geschlechtsfalten vereinigen sich zur Pars cavernosa der Harnröhre und die Geschlechtswülste geben die Hodensäcke. Beim weiblichen Geschlecht wird der Geschlechtshöcker zur Clitoris, die nicht zusammenwachsenden Geschlechtsfalten werden zu den kleinen, die Geschlechtswülste zu den grossen Schamlippen.

B. Die Zeugung.

Die Zeugung besteht bei den Säugethieren in der Absonderung der Eier und des Samens, in der Begattung und Befruchtung, in der Schwangerschaft und Geburt.

1. Die Absonderung der Eier und des Samens.

Die Eier. — Die Reifung der Eier findet in den Graaf'schen Follikeln des Eierstocks statt. Die bindegewebige Wandung (Theca) des Follikels ist innen mit einer mehrschichtigen Lage von Endothelzellen ausgekleidet und enthält im Innern den Liquor folliculi. An einer verdickten Stelle der Follikelzellen, dem Discus proligerus, ist das Ei eingebettet. Zur Zeit der Geschlechtsreife des Weibes, vom 14.—16. Lebensjahre ab, beginnt die Reifung und Lösung der Eier. Dieser Vorgang findet periodisch unter den Erscheinungen der Menstruation statt, welche für gewöhnlich alle vier Wochen eintritt. Bei diesem Vorgang vergrössert sich der Follikel durch Absonderung von Liquor, bis er berstet und das Ei in Follikelzellen gehüllt austreten lässt. Dieses wird von den Fimbrien der Tube gefasst, welche vermöge ihrer Contraktilität den Eierstock kelchartig umgreifen. Durch Peristaltik des Eileiters und durch die Flimmerbewegung seiner Epithelien wird das Ei in den Uterus geleitet, wo es bei stattgefundener Befruch-

tung sich festsetzt oder im anderen Falle zu Grunde geht. Die Wanderung des Eies durch die Tube nimmt bei Thieren 3—5 Tage in Anspruch; beim Weibe ist die Zeit derselben nicht bekannt.

Die Menstruation ist von einer capillären Blutung der Uterinschleimhaut begleitet, die gewöhnlich 2—3 Tage anhält, wobei etwa 100—200 g Blut entleert werden. Zugleich findet eine Abstossung und Erneuerung des Schleimhautepithels statt. Das mit alkalischem Schleim vermischte Menstrualblut soll langsamer gerinnen als anderes Blut.

Die Ursache der Menstruation könnte nach Pflüger durch die Reizung des Eierstocks beim Wachsen des Follikels und durch reflectorische Erregung gefässerweiternder Nerven des Uterus erklärt werden. Die Bedeutung der Menstruation könnte darin erblickt werden, dass sie einen günstigen Boden für die Einbettung des Eies in das neugebildete Epithelgewebe des Uterus vorbereite. Unter den Thieren kommt die regelmässige Menstruation nur bei den Affen vor; in geringen Spuren treten auch bei anderen Thieren (Hund, Schwein) Blutergüsse im Uterus auf. Die periodische Abstossung und Erneuerung der Uterinschleimhaut findet sich aber sehr allgemein bei Thieren vor. Bei den meisten Thieren geschieht die Reifung und Abscheidung der Eier zu gewissen Zeiten des Jahres, in der sog. Brunstzeit, in der auch die Copulation erfolgt. Ob durch die geschlechtliche Erregung der Copulation die Lösung der Eier beschleunigt wird, ist nicht sicher festgestellt.

Der geplatzte Follikel des Eierstockes schrumpft zu einer gelbgefärbten Narbe zusammen (Corpus luteum spurium), worin sich Hämatoidin und Lutein vorfinden. Tritt Schwangerschaft ein, so entwickelt sich der letzte Follikel zu einer ansehnlichen Grösse (1/3 des Eierstocks, Corpus luteum verum) und schrumpft erst später.

Mit der Geschlechtsreife tritt ein stärkeres Wachsthum in allen Genitalapparaten und eine stärkere Entwicklung der Brustdrüse auf. Die Eilösung und Menstruation reicht beim Weibe bis zum 45.—50. Jahre; alsdann beginnt die Rückbildung (Involution) der Geschlechtsorgane.

Der Same. — Die Bildung der Spermatozoen des Samens geschieht in den gewundenen Canälchen des Hodens aus den daselbst befindlichen Zellen, den Spermatocyten, deren Kern sich in den Kopf und deren Protoplasma sich in den contraktilen Schweif der Spermatozoen verwandelt (s. Fig. 239). Zugleich wird eine Flüssigkeit daselbst abgesondert, in welcher die Spermatozoen schwimmen. Die Samenflüssigkeit gelangt durch die Samenleiter in die Samenbläschen, wo sie sich ansammelt. Es mischen sich dem Samen das Secret von wenigen Drüsen des Vas deferens, das der Samenbläschen und bei der Ejaculation das Secret der Prostata und der Cowper'schen Drüsen bei.

Die Samenflüssigkeit des Stieres enthält etwa 14,7—15,2% organische, 2,5—2,7% unorganische Bestandtheile (Kölliker). Je öfter der Same entleert wird, um so wasserreicher wird er. Unter den organischen Bestandtheilen sind besonders das Nuclein, ferner Eiweiss, Lecithin, Cholesterin und Fette zu nennen (Miescher). Der Same besitzt einen eigenthümlichen Geruch, welcher von Spermin (Aethylenamin) herzurühren scheint, das in dem Prostatasecret enthalten sein soll. Aus dem Lachssamen ist eine N-haltige Substanz, Protamin (Miescher), dargestellt. Der Same besitzt meist eine alkalische Reaktion.

Die Bereitung und Absonderung des Samens beginnen zur

Zeit der Pubertät und reichen bis zu einer sehr variirenden Altersgrenze. Dieselben stehen offenbar unter dem Einfluss des Nervensystems, da sie durch geschlechtliche Reize angeregt werden. Ein directer Einfluss der Nn. spermatici auf die Samenbereitung ist bisher nicht nachgewiesen. Die Erregungen werden zum Theil reflectorisch von den Geschlechtsorganen aus durch die Nn. pudendi, zum Theil durch sinnliche Empfindungen und Vorstellungen vom Gehirn aus eingeleitet.

Die Spermatozoen führen in dem entleerten Samen lebhafte Bewegungen aus. Die peitschenförmigen oder pendelartigen Bewegungen des Schweifes sind den Bewegungen der Flimmerhaare vieler Zellen, besonders der Schwärmsporen, analog zu setzen. Die Bewegungen werden durch alkalische Flüssigkeiten verstärkt, durch saure geschwächt. Das alkalische Secret der Vagina wirkt daher auf ihre Erhaltung günstig ein. Innerhalb der weiblichen Geschlechtswege kann der Same lange Zeit wirksam bleiben. Bei Fledermäusen wird er Monate lang in grösserer Menge im Uterus aufbewahrt. Es erklärt sich daraus, dass auch beim Menschen die Conception nach dem Coitus erst bei der nächsten Ovulation stattfinden kann. Der nach Aussen ergossene Same der Säugethiere geht schnell zu Grunde; der Same von Fischen und Amphibien behält im Wasser längere Zeit seine Wirksamkeit.

2. Die Begattung, Erection und Ejaculation.

Die Ueberführung des Samens in die weiblichen Geschlechtswege bei der Begattung wird durch die Erection ermöglicht und durch die Ejaculation herbeigeführt.

Die Erection des Penis beruht auf der Anfüllung der Corpora cavernosa mit Blut in Folge der Erweiterung der Blutgefässe (s. S. 112). Die Nervi erigentes, welche diese Erweiterung bewirken (vasodilatatorische), stammen nach den oben erwähnten Versuchen von Eckhard aus dem Plexus sacralis. Von Einigen wird angenommen, dass auch die Compression der Venen durch den M. transversus perinaei zur Blutanfüllung beiträgt. Das Centrum für die Erection befindet sich nach Goltz (s. S. 498) im Lendenmark. Dasselbe wird theils reflectorisch durch die Wollustempfindungen der äusseren Geschlechtstheile (Penis und Clitoris), welche von den Nn. pudendi versorgt werden, theils durch sinnliche Eindrücke vom Gehirn aus in Thätigkeit gesetzt.

Die Ejaculation des Samens erfolgt, wenn die Wollustempfindung ihren höchsten Grad (Akme) erreicht hat. Dieselbe besteht darin, dass Samenbläschen und Samenleitung sich peristaltisch contrahiren, ihren Inhalt in die Pars prostatica und membranacea der Harnröhre entleeren, und dass aus dieser der Same durch rhythmische Contraktionen der Mm. ischio- und bulbo cavernosi herausgeschleudert wird. Der Vorgang ist ein reflectorischer; das Nervencentrum für denselben liegt ebenfalls im Lendenmark (s. S. 498). Auch in den weiblichen Geschlechtsorganen finden beim Coitus reflectorische Bewegungen, Erection der Clitoris, Contraktionen der Vagina, Aufrichtung des Uterus und Oeffnung des Muttermundes statt, wodurch die Ejaculation und Aufnahme des Samens begünstigt wird.

Ejaculationen des Samens finden normaler Weise auch im Schlafe

in Folge sinnlicher Vorstellungen im Traume statt (Pollutiones nocturnae).

Die Conception. — Die Befruchtung des Eies findet wahrscheinlich schon im Eileiter oder selbst auf dem Ovarium statt. Wenigstens findet man bei Thieren daselbst oft befruchtete Eier vor. Auch erklärt sich daraus das Vorkommen von Extrauterinschwangerschaften. Die Spermatozoen dringen daher trotz der entgegengesetzten Flimmerbewegung des Eileiters in demselben weit vor; es findet dadurch, wie es scheint, eine Auslese der kräftigsten Spermatozoen statt. Im Uebrigen wird die Befruchtung je nach dem Zeitverhältniss auch im Uterus erfolgen können. Nach einer statistischen Zusammenstellung von Hasler ist die Wahrscheinlichkeit der Conception nach Beendigung der Menstruation am grössten und sinkt nach 10—14 Tagen ziemlich schnell auf ein Minimum herab, das bis zum Eintritt der nächsten Menstruation bestehen bleibt. Dieses Ergebniss spricht dafür, dass das gelöste Ei während der Menstruation langsam durch den Eileiter wandert, und dass durch den Coitus eine Eilösung nicht häufig herbeigeführt wird; sonst müsste vor der Menstruation wieder eine Zunahme der Wahrscheinlichkeit eintreten. Die inneren Vorgänge der Befruchtung sind oben abgehandelt (s. S. 699).

3. Die Schwangerschaft und Geburt.

Während der Schwangerschaft (Gravidität) entwickelt sich normaler Weise das befruchtete Ei in der Uterushöhle. Das Ei senkt sich in die verdickte Schleimhaut des Fundus uteri ein, so dass es von derselben umwachsen wird. Es bilden sich dadurch, wie oben (s. S. 709) angegeben, die Decidua vera und reflexa, welche das wachsende Ei einhüllen. Der Uterus vergrössert sich ausserordentlich stark durch Entwicklung der Muskulatur und der Gefässe. An der Stelle, wo die fötale Placenta der Uteruswand anliegt, entwickelt sich die mütterliche Placenta. Zwischen dem Blute der mütterlichen Placenta und dem der fötalen findet der Austausch der Blutgase, der Nährstoffe und Stoffwechselproducte durch Diffusion statt. Auf diese Weise wird die Ernährung und Athmung des Fötus unterhalten (s. S. 166). Von Bedeutung für die Unterhaltung des Austausches der Stoffe ist wohl das Vorhandensein zweier Nabelarterien, welche die in der Mitte des Nabelstranges liegende Vene in Spiralwindungen umgeben. Diese Anordnung schützt einerseits die Vene vor Compression und schafft andererseits einen erhöhten Druck in der Placenta. Der Stoffwechsel des Weibes ist in der Schwangerschaft beträchtlich erhöht.

Die Schwangerschaft dauert beim Weibe im Mittel 280 Tage nach Beginn der letzten Menstruation. In dieser Zeit entwickelt sich der menschliche Fötus zur Reife. Nach 7 Monaten ist derselbe bereits lebensfähig, da alle Organsysteme fertig entwickelt sind. Im 8. und 9. Monat erfolgen nur noch der Descensus testiculorum und weitere Wachsthumszunahme. In der Norm liegt der Kopf des Fötus nach unten, weil der Schwerpunkt seines Körpers dem verhältnissmässig grossen Kopfe sehr nahe liegt. Der Rücken liegt gewöhnlich gekrümmt der Bauchwand der Mutter an; an derselben hört man sowohl die

Herztöne des Fötus, als auch die durch den Puls erzeugten Placentargeräusche.

Das reichlich abgesonderte Fruchtwasser (1/2—3/4 l) giebt der Eiblase und dem Uterus eine abgerundete Form. Dasselbe enthält 0,5—0,8 % Salze, sehr wenig Eiweiss und Extraktivstoffe, unter diesen auch etwas Harnstoff, der aus dem Harn des Fötus stammt. Während der Schwangerschaft entwickeln sich die Milchdrüsen des Weibes stärker und bereiten sich so zur nachfolgenden Laktation vor.

Die Geburt wird durch die Wehen herbeigeführt, bei denen sich der Uterus periodisch zusammenzieht. Dieselben sind mit lebhaften Schmerzen verbunden. Ihre Wirkung wird durch den Druck der Bauchpresse kräftig unterstützt. Nach Erweiterung des Muttermundes platzt gewöhnlich die Eiblase, so dass ein grosser Theil des Fruchtwassers abfliesst. In der Normallage tritt der Kopf zuerst in die Geburtswege ein und bahnt den Weg für den nachfolgenden Körper. Der durch die Wehen im Uterus erzeugte Druck ist ein sehr bedeutender. Mit Hilfe einer in den Uterus eingeführten, mit Wasser gefüllten und mit einem Manometer verbundenen Blase ist bei den Wehen eine Druckerhöhung von 20—40 mm Hg in der Ruhe auf 123 mm Hg beobachtet worden (Schatz). Der auf der Haut des Fötus angesammelte Vernix caseosa der Talgdrüsen erleichtert den Durchtritt durch die Geburtswege.

Die Ursache der Wehen muss auf die Innervation des Uterus zurückgeführt werden. Die Nerven des Uterus besitzen ein Centrum im Lendenmark, gelangen durch den Plexus sacralis zum Plexus hypogastricus des Sympathicus und mit diesem zum Uterus. Auch vom Plexus spermaticus des Grenzstranges treten Fäden zum Fundus uteri. Im Verlauf dieser Nerven zum Uterus liegen Ganglien eingestreut. Das Gebärcentrum im Lendenmark wird nach Beobachtungen von Goltz an trächtigen Hündinnen, denen das Mark am letzten Brustwirbel durchschnitten war, ohne Einfluss des Gehirns nach Ablauf der Schwangerschaft in normale Thätigkeit versetzt (s. S. 498). Es ist sehr wahrscheinlich, dass der Geburtsakt ein reflectorischer Vorgang ist, und dass derselbe durch den Reiz der Spannung eingeleitet wird, welchem der Uterus durch die wachsende Frucht ausgesetzt ist. Durch Dehnungen des Muttermundes kann daher künstliche Frühgeburt eingeleitet werden. Ob dem Uterus noch periphere, in seiner Wandung oder den Ganglien der Nerven gelegene, motorische Centra zukommen, ist fraglich. Nach Beobachtungen von Oser und Schlesinger treten in der Dyspnoe Contraktionen des Uterus auf, auch nach Compression der Aorta und bei der Verblutung. Die Reizung durch das dyspnoische Blut scheint in diesen Fällen zum Theil vom verlängerten Mark, zum Theil vom Rückenmark auszugehen; eine periphere Reizung ist nicht sicher erwiesen. Dass das Grosshirn auch einen Einfluss auf die Uterusnerven ausübt, geht daraus hervor, dass psychische Erregungen Wehen hervorrufen können.

Nach der Geburt des Kindes löst sich die Placenta vom Uterus und wird mit den Eihäuten durch die Nachwehen ausgetrieben, wobei eine mässige Blutung eintritt. Unter anhaltenden Nachwehen verkleinert sich der Uterus, die Decidua vera stösst sich ab und wird mit dem Wochenflusse (Lochien) ausgeschieden, welcher mehrere Wochen anhält. In dieser Zeit tritt die Involution des Uterus ein, in welcher

die Muskulatur desselben wieder zur Norm reducirt und seine Schleimhaut neugebildet wird. Nach der Geburt beginnt sehr bald die Absonderung der Milchdrüsen (s. S. 262). Die einschmelzende Uterusmasse (1000 g) wird offenbar zur Milchbildung verwendet. Daraus erklärt es sich, dass im Wochenbett nicht viel N-haltige Nahrung erforderlich, ja sogar nachtheilig ist. Während der Laktation bleibt für gewöhnlich die Ovulation und Menstruation aus.

Der Neugeborene beginnt selbstständig zu athmen, sobald die Lösung der Placenta eingetreten ist (s. S. 166). Anfangs pulsiren noch die beiden Nabelarterien im Nabelstrang; doch hören diese Pulsationen bald auf, so dass man ihn durchschneiden kann, ohne dass Blut austritt. Die Compression der Nabelgefässe geschieht wahrscheinlich durch Gerinnung oder Schrumpfung der Warthon'schen Sulze, vielleicht in Folge der Abkühlung. Auch mag die Contraktion der stark entwickelten Ringmuskelfasern am Nabelring zum Verschluss der Arterien beitragen. Jede Gefahr der Blutung wird durch Abbinden beseitigt; Thiere beissen die Nabelschnur durch. Mit dem Eintritt der Athmung geht die Aenderung der Blutcirculation einher, indem das Blut des rechten Herzens zum grösseren Theile durch die Lungen, statt durch den Ductus Botalli fliesst (s. S. 713). Ueber die mechanischen Ursachen dieser Circulationsänderung ist wenig bekannt. Es ist anzunehmen, dass der Ductus Botalli, sowie der Ductus venosus Arantii (s. S. 713) in Folge der Blutleere obliteriren. Doch wäre zu ermitteln, durch welche Mechanik die Blutleere verursacht wird. Man hat gemeint, dass durch die Ausdehnung des Thorax bei der Athmung das Blut aus der Pulmonalis in die Lunge angesogen und so der Blutstrom vom Ductus Botalli abgelenkt werde. Eine solche Ansaugung kann aber nicht stattfinden, da die Blutflüssigkeit in allen Gefässen des Thorax, im Herzen und in den Lungencapillaren unter dem gleichen Luftdruck steht. Das Foramen ovale im Septum atriorum, welches das Blut aus dem rechten Herzen direct in das linke leitete, obliterirt ebenfalls nach kurzer Zeit.

C. Das Wachsthum.

Das Wachsen des Körpers nach der Entwicklung beruht wie diese auf der Zellenvermehrung durch Theilung. Dieser Vorgang ist in der Jugend am lebhaftesten; indem er allmählig aufhört, erreicht der Körper ein Maximum an Gewicht und Grösse. Dieses Maximum tritt für gewöhnlich beim Menschen zwischen dem 30.—50. Lebensjahre ein. Im späteren Alter pflegt eine Abnahme des Gewichts und in geringerem Maasse auch der Grösse stattzufinden. Das männliche Geschlecht zeigt im Allgemeinen höhere Werthe an Gewicht und Grösse als das weibliche. Nach den Messungen von Quetelet sind diese Werthe für verschiedene Lebensalter im Mittel folgende (s. umstehende Tabelle):

Der Mann erreicht das Maximum seines Gewichtes um das 40. Lebensjahr; um das 60. fängt das Gewicht an, eine merkliche Abnahme zu erfahren; im 80. hat es um ungefähr 6 kg abgenommen. Das Weib erreicht das Maximum ihres Gewichtes erst im 50. Lebensjahre. Dies

hängt vermuthlich nur von der stärkeren Fettentwicklung ab, die nach dem Aufhören der Ovulation oft eintritt. Im 12. Lebensjahre ist das mittlere Gewicht beider Geschlechter gleich. Zur Zeit der vollkommenen Entwicklung wiegt der Körper etwa 20mal so viel als bei der Geburt.

Alter	Geschlecht			
	männliches		weibliches	
	Grösse m	Gewicht kg	Grösse m	Gewicht kg
Geburt	0,500	3,20	0,490	2,91
1 Jahr	0,698	9,45	0,690	8,79
2 Jahre	0,791	11,34	0,781	10,67
3 „	0,864	12,47	0,852	11,79
4 „	0,928	14,23	0,915	13,00
5 „	0,988	15,77	0,974	14,36
6 „	1,047	17,24	1,031	16,00
7 „	1,105	19,10	1,086	17,54
8 „	1,162	20,76	1,141	19,08
9 „	1,219	22,65	1,195	21,36
10 „	1,275	24,52	1,248	23,52
11 „	1,330	27,10	1,299	25,65
12 „	1,385	29,82	1,353	29,82
13 „	1,439	34,38	1,403	32,94
14 „	1,493	38,76	1,453	36,70
15 „	1,546	43,62	1,499	40,37
16 „	1,594	49,67	1,535	43,57
17 „	1,634	52,85	1,555	47,31
18 „	1,658	57,85	1,564	51,03
20 „	1,674	60,06	1,572	52,28
25 „	1,680	62,93	1,577	53,28
30 „	1,684	63,65	1,579	54,33
40 „	**1,684**	**63,67**	**1,579**	**55,23**
50 „	1,674	63,46	1,536	**56,16**
60 „	1,639	61,94	1,516	54,30
70 „	1,623	59,52	1,514	51,51
80 „	1,613	57,83	1,506	49,37
90 „	1,613	57,83	1,505	49,34

Das Gewicht der Kleidung, beim Manne = dem 18. Theile, beim Weibe = dem 24. Theile des Gesammtgewichtes, ist abgezogen.

Im Säuglingsalter ist das Wachsthum am lebhaftesten; im ersten Jahre nimmt der Körper beinahe um das Dreifache an Gewicht zu. In dieser Periode des Lebens ist die Milch die allein passende und zuträgliche Nahrung. Im weiteren Kindesalter beginnt das Hervorwachsen der Zähne, womit die Anpassung des Darmes und Körpers an feste und anderweitige Nahrung verbunden ist. Die Zahnkeime sind bereits im Embryonalleben angelegt und bestehen aus den Zahnsäckchen, welche sich vom Epithel des Kieferrandes aus in die Kiefer einsenken. Man unterscheidet zwei Dentitionen, die der Milchzähne und die der bleibenden Zähne. Die erste erstreckt sich vom 7. bis zum 25. Monat, die zweite liegt hauptsächlich zwischen

dem 7.—12. Jahre; nur der letzte, der Weisheitszahn, bricht erst nach der Pubertät, um das 20. Jahr, durch. Von den Zahnsäckchen der 20 Milchzähne schnüren sich die Säckchen der bleibenden Zähne nach unten hin ab, welche bei ihrem Wachsthum die Milchzähne verdrängen, und zu denen sich noch 12 bleibende Backzähne hinzugesellen. Der Ablauf der Dentition lässt sich durch folgende Tabelle darstellen:

Zähne	I. Dentition Monate	II. Dentition Jahre
I	7—9	8—9
II	8—10	8—9
III	18—20	11
IV	13—15	10
V	23—25	10
VI		7—8
VII		12
VIII		16—25

Zur Zeit der Pubertät, vom 14.—17. Jahre, gehen mannigfache Veränderungen im Körper vor sich. Mit der Reifung des Samens verknüpfen sich beim Manne das Wachsthum der Scham- und Barthaare, die stärkere Entwicklung des Kehlkopfs, welche die Ursache des Stimmwechsels ist, und das Erwachen des Geschlechtstriebes. Damit verbinden sich auch normalerweise lebhaftere Thätigkeiten des Muskel- und Nervensystems und ein entschiedeneres Hervortreten der geistigen Anlagen und des Charakters. Bei Castraten fallen die genannten Wachsthumsvorgänge fort. Man darf daher annehmen, dass dieselben entweder reflectorisch von den Hoden aus eingeleitet werden oder dass gewisse Stoffe des bereiteten Samens zur Resorption gelangen, welche auf das Nervensystem und andere Organe einwirken. Auch beim Weibe gehen in der Pubertät gewisse Aenderungen vor sich; namentlich entwickeln sich die Brustdrüsen stärker.

Das Alter der höchsten Reife kann in das 25.—45. Jahr verlegt werden. Im späteren Alter erfolgen beim Weibe die Rückbildungen der Geschlechtsorgane viel früher als beim Manne. Im Greisenalter nimmt nicht nur das Körpergewicht und die Grösse ab, sondern es sinken auch der Stoffwechsel und die Funktion der Organe, insbesondere des Gehirns. Der Tod erfolgt, wenn er nicht durch Krankheit herbeigeführt wird, im höchsten Alter, wie es scheint, allein durch Schwäche der Organe, besonders des Gehirns und des Herzens. Die Sterblichkeit ist in dem ersten Lebensjahre am grössten; sie sinkt bis zum 10. Jahre steil ab und erreicht gegen das 14. Jahr ein Minimum. Bis zum 40. Jahre bleibt sie auf geringer Höhe, um von da bis zum 60. Jahre langsam und dann wieder schnell anzusteigen.

Nach den bestehenden Sterblichkeitsverhältnissen in civilisirten Ländern wird die mittlere Lebensdauer zu 30 Jahren berechnet; die höchste Altersgrenze kann indess 100 Jahre überschreiten.

D. Die Vererbung.

Die Erfahrung lehrt, dass bei der Entwicklung die Eigenschaften der elterlichen Organismen auf das erzeugte Individuum in grösserem oder geringerem Umfange übertragen werden. Diese Vererbung kann unzweifelhaft ihren Grund nur in der Constitution der Keime, des Eies und der Samenzellen haben, aus denen sich das Individuum entwickelt hat. Da wir in diesen Gebilden keinerlei sichtbare oder sonst merkliche Verschiedenheiten vorfinden, so geht daraus hervor, dass die physiologischen Eigenschaften eines entwickelten Organismus schon in dem Molekularcomplex der Keimsubstanzen enthalten sind und dass in diesem auch alle ererbten Eigenthümlichkeiten desselben verborgen liegen. In mathematischem Sinne ist daher der entwickelte Organismus als eine über alle Maassen complicirte Funktion des Molekularmechanismus seiner Keime zu betrachten.

Da die Keime der Organismen Zellen sind, so hat man die Frage behandelt, ob das Protoplasma oder der Zellenkern der wesentliche Träger der erblichen Eigenschaften sei. Die neueren Ergebnisse über die Vorgänge der Befruchtung und der Zellentheilung haben gelehrt, dass dieselben von den Kernen ausgehen und der Hauptsache nach sich in ihnen abspielen, während das Protoplasma in seinen Aenderungen dem Kerne nachfolgt. Es haben daher Viele (Kölliker, O. Hertwig u. A.) angenommen, dass der Kern gewissermassen als das Reproductionsorgan der Zellen anzusehen sei und die sich übertragenden Vererbungssubstanzen (Weismann) enthalte. Indessen scheint es mir zu weit gegangen, wenn man dem Protoplasma nur eine nutritive Funktion zuschreibt und es gewissermassen nur als das Nährmedium des Kernes ansieht. Eine so scharfe Grenze zwischen den Funktionen des Protoplasmas und des Kernes kann man wohl in physiologischem Sinne nicht feststellen. Auch das Protoplasma besitzt unstreitig die Molekularconstitution einer lebenden Substanz, und als solche kann es bei der Vererbung der Eigenschaften der Zellen wie des Gesammtorganismus nicht unbetheiligt sein. Schliesslich gehen in den entwickelten Organen die physiologischen Funktionen vornehmlich im Protoplasma der Zellen vor sich. Auch muss man das Protoplasma im Sinne der Häckel'schen Descendenzlehre als die primäre lebende Materie ansehen, aus welcher sich durch weitere Umbildungen der Kern als differenter Bestandtheil abgegrenzt hat. Denn wenn es auch fraglich ist, ob in der Jetztwelt kernloses Protoplasma (sog. Cytoden, Moneren im Sinne Häckel's) existirt, so muss es doch aller Wahrscheinlichkeit nach ein solches einst gegeben haben. In der That aber muss man dem Kern im Wesentlichen eine formative Funktion zuschreiben und seine Bedeutung darin suchen, dass er den Anstoss zu allen Formentwicklungen im mehrzelligen Organismus giebt. Ohne die Kernbildung im Protoplasma würde nach dieser Anschauung die Bildung mehrzelliger und complicirt gebauter Organismen nicht möglich gewesen sein. In diesem Sinne kann man auch annehmen, dass die Vererbungstendenzen hauptsächlich im Kern der Keimzellen deponirt seien.

Man hat ferner vielfach die Frage diskutirt, ob auch die während des Lebens erworbenen Eigenschaften vererbt werden können. Dass gewaltsame Verstümmelungen des Körpers nicht vererbt werden, ist eine bekannte Erfahrung. Selbst Jahrtausende lang vorgenommene Operationen, wie die Beschneidung bei den orientalischen Völkern und die Verkrüppelung der Füsse bei den Chinesen, haben nicht vermocht, erbliche Anlagen in dieser Richtung hervorzubringen. Auch haben sich in letzter Zeit andere Beobachtungen dieser Art als Täuschungen durch Missbildungen herausgestellt. Die Vererbung von acquirirten Krankheiten aber ist nicht als Beweis anzusehen, da sie auf Uebertragung pathogener Keime beruht. Von diesen so erworbenen Veränderungen des Organismus muss man aber diejenigen unterscheiden, welche durch Anpassungen an die Lebensbedingungen bei einem Individuum entstanden sind, die man als funktionelle Erwerbungen bezeichnen kann. Die Vererbung solcher Eigenschaften hat Darwin bei seiner Theorie der Entstehung der Arten mit zu Hilfe genommen. Doch hat sich in neuerer Zeit Weismann entschieden gegen die Zulassung der Vererbung irgend welcher erworbener Eigenschaften erklärt; er beschränkt die Faktoren der Descendenztheorie einzig und allein auf die Variabilität und die natürliche Züchtung durch den Kampf ums Dasein. Als Beweis hierfür bringt er namentlich die Existenz der Arbeiterbienen und -Ameisen vor; denn da diese unfruchtbare Weibchen sind, so könnten sie nicht durch Vererbung erworbener Eigenschaften entstanden sein.

Im Zusammenhang hiermit stehen die Anschauungen über die Mechanik des Vererbungsprocesses. Darwin hatte die Theorie der Pangenesis aufgestellt, indem er in allen Organelementen des Körpers kleinste Keimchen annahm, und sich vorstellte, dass diese in die Eizellen und Samenkörperchen eintreten und demnach die Träger aller Eigenschaften der elterlichen Organismen werden. Diese Theorie würde nicht nur die Erblichkeit an sich erklären, sondern auch die Möglichkeit zulassen, dass erworbene Eigenschaften vererbt werden könnten, da jede Aenderung der Organe auch eine entsprechende Aenderung der in den Geschlechtszellen sich ablagernden Keimchen zur Folge haben würde.

Eine entgegenstehende Theorie vertritt aber namentlich Weismann in neuerer Zeit. Er nimmt eine sog. Continuität des Keimplasmas oder Idioplasmas in den Kernen der Geschlechtszellen an. Während bei der Entwicklung der grösste Theil der Zellen eine Differenzirung nach dem Principe der Arbeitstheilung eingeht, sollen in gewissen Zellen alle Eigenschaften des ursprünglichen Idioplasmas bestehen bleiben, und diese Zellen sollen es sein, welche in der Keimanlage des neuen Individuums sich wieder in die Geschlechtszellen verwandeln. Aus dieser Theorie kann allerdings eine Einwirkung der Organbeschaffenheit eines entwickelten Individuums auf die Eigenschaften der Geschlechtszellen nicht unmittelbar abgeleitet werden. Sie lässt daher auch die Möglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften nicht zu. Nach der Theorie der Pangenesis müsste sich das Keimplasma in jedem Individuum immer wieder von Neuem aus seinen kleinsten Keimchen zusammensetzen, nach der Theorie der Continuität wächst es als solches direct aus dem erzeugenden Keimplasma hervor.

Die Theorie der Continuität des Keimplasmas kann zwar nach unseren Kenntnissen über die Entwicklungsvorgänge im Princip als richtig anerkannt werden. Aber es erscheint mir nothwendig, bei ihrer Anwendung die Ursachen der Variabilität in Rücksicht zu ziehen, welche auf die Organismen und das Keimplasma einwirken. Liesse man diese ausser Betracht, so würde überhaupt eine phylogenetische Entwicklung nicht denkbar sein. Denn wenn aus dem Keimplasma einer Generation a_1 das Keimplasma einer Generation a_2, aus diesem das von a_3 u. s. w. continuirlich und unverändert hervorwüchse, so würden Variationen der Organismen, wie sie die Descendenzlehre verlangt, nicht daraus hervorgehen können. Die Ursachen der Variabilität können aber nicht in dem Keimplasma selbst, sondern, wie schon oben (Einleitung) ausgeführt, nur in den äusseren Reizen liegen, welchen dasselbe bei seinem Wachsthum ausgesetzt ist. Zu diesen Reizen, welche während der embryonalen Entwicklung einzuwirken beginnen, gesellen sich meines Erachtens auch alle Reize, welche im entwickelten Körper bis zur Geschlechtsreife und während ihrer Dauer auftreten. Von diesen wird sicherlich bei den höheren Organismen auch ein grosser Theil durch das Nervensystem vermittelt, das unstreitig einen grossen Einfluss auf die Production und Absonderung der Keime ausübt. Aus diesem Grunde bin ich der Ansicht, dass auch funktionelle Erwerbungen im Leben eines Individuums, welche auf Anpassungen beruhen, als Reize in bestimmter Richtung auf das Keimplasma einwirken und darum vererbt werden können.

Wenn von der Generation a_n die Generation a_{n+1} erzeugt wird, so enthält das Keimplasma, aus welcher die Generation a_{n+1} hervorgeht, alle diejenigen Determinanten (Molekularcomplexe in gewisser Verknüpfung), welche sich durch die Phylogenese bis zur Generation a_n angesammelt haben. In dem Keimplasma, welches in der Generation a_{n+1} sich bildet, treten aber in Folge der Variabilität zu den alten wieder neue Determinanten (neue Molekularcomplexe oder solche in neuer Verknüpfung) hinzu. Das Keimplasma, welches in der Generation a_{n+1} entsteht, enthält daher in Folge der Continuität ohne Weiteres alle Determinanten, welche nicht nur die Gattung, sondern in dieser auch die Ahnenreihe bis zur Generation a_n bestimmen, und empfängt ausserdem den kleinen Bruchtheil der Determinanten, welche in dem Leben der Generation a_{n+1} auftreten. Zu diesen können aber auch solche Determinanten gehören, welche den funktionellen Erwerbungen entsprechen.

Das oben angeführte Beispiel von den Arbeiterbienen scheint mir kein zwingender Beweis gegen die Vererbung von funktionellen Erwerbungen zu sein. Man muss vielmehr, wie Herbert Spencer bemerkt, wohl in Betracht ziehen, dass die Arbeiterbienen und -Ameisen aus ehemals fruchtbaren Weibchen entstanden sein müssen, deren Eierstöcke allmählig in dem Maasse atrophirten, als ihre Organe der Arbeitsleistung und ihre Angriffswaffen sich ausbildeten. In diesem Stadium der Phylogenese haben sie also ihre Eigenschaften, auch die durch individuelle Anpassung erworbenen, vererben können. Dieser Einfluss ist im Laufe der Zeit immer geringer geworden, hat aber erst aufgehört, als der Zustand der Geschlechtsorgane, wie in der Jetztzeit, ein stabiler geworden war.

Um ein fingirtes Beispiel der Vererbung funktioneller Erwerbungen zu geben, sei angenommen, dass bei einem Urfisch das starke Aufblasen der Schwimmblase zur Umwandlung dieses Organs in eine Lunge förderlich gewesen sei. Es ist daher wohl denkbar, dass, wenn sich durch diese Thätigkeit die Schwimmblase stärker entwickelt und reichlicher mit Blutgefässen versehen habe, die Nachkommen eines solchen Thieres schon besser ausgebildete, zur Luftathmung besser geeignete Schwimmblasen erhielten.

Die Vererbung funktioneller Erwerbungen wäre in hohem Grade geeignet, den Gang der Phylogenese abzukürzen und die anscheinend unbegrenzte Zahl von Mannigfaltigkeiten, welche durch Variabilität entstehen könnten, auf eine begrenzte mögliche Zahl einzuschränken.

Anhang.

Die chemischen Bestandtheile des thierischen Körpers.

Die Elementaranalyse der chemischen Bestandtheile des Körpers ergiebt, dass nur eine beschränkte Anzahl von Elementen in ihnen enthalten ist. Man findet darin folgende vor:

Nichtmetalle: C, H, O, N, S, P, Cl, Fl, Si,
Metalle: Na, K, Ca, Mg, Fe (Mn, Cu).

Von diesen sind die verbreitetsten diejenigen, welche die C-Verbindungen zusammensetzen: C, H, N, O, zu welchen sich auch in einigen Verbindungen S, P und Fe gesellen. Das Fl kommt im Schmelz der Zähne, das Si in den Haaren vor. Unter den Metallen sind Na, K, Ca die verbreitetsten. Das Fe wird von geringen Mengen Mn begleitet. Cu findet sich in kleinen Mengen zuweilen in der Leber, kommt aber im Blut der Mollusken vor, auch in den farbigen Federn einiger Vögel.

Man theilt die chemischen Bestandtheile in die unorganischen und organischen oder C-Verbindungen ein. Zu den unorganischen gehören das Wasser, die Salze, die Kohlensäure, der Sauerstoff, der Stickstoff. Die beiden letzteren sind die einzigen in freiem Zustande vorkommenden Elemente des Körpers.

Die Bedeutung der C-Verbindungen für den Stoffwechsel des Organismus ist schon in der Einleitung dargethan worden. Sie erzeugen in dem chemischen Process des Stoffwechsels die vom thierischen Organismus hervorgebrachten Energien. Es unterscheiden sich von ihnen die unorganischen Verbindungen, die Salze, dadurch, dass sie zur Erzeugung der Energien nichts beitragen, weil sie vollkommen feste, gesättigte chemische Verbindungen sind und als solche wieder ausgeschieden werden.

Man hat die Frage behandelt, ob chemische Elemente der Organismen nicht durch andere ersetzt werden könnten. Die Erfahrung lehrt, dass die meisten fremden Elemente, in den Körper eingeführt, sehr bald wieder ausgeschieden werden, und dass viele von ihnen (J, Hg, As u. s. w.) und ihre Verbindungen sich als Gifte verhalten. Dagegen ist es gelungen, bei Tauben einen Theil des Kalks in den Knochen durch Strontian zu ersetzen, indem man phosphorsaure Strontianerde der Nahrung zusetzte (Papillon). Die Knochen nahmen eine sehr brüchige Beschaffenheit an. Auch der Gehalt an Magnesia lässt sich auf diese Weise in den Knochen vermehren. Bemerkenswerth ist es, dass Str, Ca und Mg isomorphe Salze bilden. Der Versuch, in den Blutkörperchen das Fe durch das ihm isomorphe Mn zu ersetzen, ist indess nicht gelungen (Hoppe-Seyler).

Die Kohlenstoffverbindungen.

Die organischen Verbindungen des Thierkörpers kann man nach ihrem physiologischen Verhalten in die N-losen und die N-haltigen eintheilen, da die ersteren zu CO_2 und H_2O verbrennen, die letzteren aber ausserdem die N-haltigen Producte des Harns erzeugen.

A. Die N-losen Verbindungen.

1. Die Kohlehydrate.

Kohlehydrate hat man eine Anzahl Körper genannt, in welchen neben dem Kohlenstoff die Atome des Wasserstoffs und Sauerstoffs in demselben Verhältniss wie im Wasser enthalten sind. Indessen können so zusammengesetzte Körper sehr verschiedene chemische Constitution besitzen, so dass diese Bezeichnung keine streng chemische ist. Zu den Kohlehydraten gehören nur die Zuckerarten und ihre Anhydride.

a) Die Zuckerarten.

Die verschiedenen Zuckerarten gehören ihrer chemischen Constitution nach zu den Aldehyden und zu den Ketonen. Sie sind in neuerer Zeit zum Theil künstlich dargestellt worden. Sie sind leicht lösliche, süss schmeckende Körper, reduciren Metalloxyde in alkalischer Lösung, drehen die Polarisationsebene des Lichtes und zerfallen durch Gährungen.

Die einfachen Zuckerarten, Monosaccharide oder Glykosen, geben mit Phenylhydrazin ($C_6H_5—NH—NH_2$) in essigsaurer Lösung in der Wärme behandelt gelbe, in Wasser unlösliche, krystallisirbare Körper, die Osazone (E. Fischer).

1. Dextrose, $C_6H_{12}O_6$, gehört zu den Aldehyden und hat die Formel:

$$\begin{array}{l} CH_2 \cdot OH \\ CH \cdot OH \\ CH \cdot OH \\ CH \cdot OH \\ CH \cdot OH \\ CO \cdot H \end{array}$$

$$\text{Phenylglycosazon} = \begin{array}{c} CH_2 \cdot OH—CH \cdot OH—CH \cdot OH—CH \cdot OH—C—CH \\ \qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad \| \quad \| \\ \qquad\qquad C_6H_5—NH—N \quad N—NH—C_6H_5 \end{array}.$$

Die Dextrose ist weniger löslich und weniger süss als der in den Pflanzen vorkommende Rohrzucker, welcher gewöhnlich zur Nahrung dient. Es kommt die Dextrose als Traubenzucker in süssen Früchten vor. Der thierische Körper enthält Dextrose in dem Blute, den Säften, den Muskeln, der Leber und anderen Geweben. Dextrose bildet sich im Darm aus anderen Kohlenhydraten in reichlichen Mengen.

Die Dextrose reducirt sehr leicht Metalloxyde in alkalischer Lösung. Man wendet zur Erkennung des Zuckers folgende Reaktionen an:

Trommer'sche Reaktion. Man setzt zur Flüssigkeit etwas Kalilauge und eine verdünnte Lösung von Kupfersulfat ($CuSO_4$). Bei Gegenwart von Zucker löst sich das gefällte Kupferhydroxyd wieder auf und wird beim Erwärmen zu gelbem oder rothem Kupferoxydul reducirt.

Die Fehling'sche Lösung, bestehend aus Kupfersulfat, weinsaurem Kali-Natron und Natronlauge, dient zur quantitativen Zuckerbestimmung. Sie wird so zusammengesetzt, dass 20 ccm derselben von 0,1 g Zucker reducirt werden.

Böttger'sche Reaktion. Man setzt zur Flüssigkeit eine kleine Portion des in H_2O unlöslichen basisch-salpetersauren Wismuthoxyds hinzu und einige Tropfen Kalilauge. Beim Erwärmen wird das weisse Wismuthsalz in schwarzes Wismuthoxydul verwandelt.

Moore'sche Reaktion. Beim Erhitzen mit Kali- oder Natronlauge färben sich die Zuckerlösungen rothbraun.

Die Dextrose dreht die Polarisationsebene des polarisirten Lichtstrahles nach rechts; sie ist rechtsdrehend. Man erkennt dies mit Hilfe des Soleil-Ventzke'schen Saccharimeters oder des Wild'schen Polaristrobometers (siehe die Lehrbücher der Physik), welche auch zur quantitativen Zuckerbestimmung dienen können.

Die Dextrose spaltet sich durch Gährung unter dem Einflusse des Hefepilzes (Saccharomyces) in Alkohol und Kohlensäure, nach der Formel: $C_6H_{12}O_6 = 2\,C_2H_6O + 2\,CO_2$. Es entstehen dabei auch kleine Mengen von Glycerin und Bernsteinsäure. Die Gährungsprobe ist die sicherste Zuckerprobe. Man stellt sie an, indem man in einem Reagensgläschen der Flüssigkeit etwas Hefe zusetzt, das mit Flüssigkeit und Quecksilber gefüllte Gläschen unter Hg umstülpt und bei

mässiger Temperatur stehen lässt. Sehr zweckmässig ist das Einhorn'sche Gährungssaccharimeter.

In den Früchten kommt ausser der Dextrose auch der linksdrehende Zucker, die Levulose (Fruchtzucker), vor. Im thierischen Körper (Harn) ist er zuweilen vorgefunden worden.

Die Levulose gehört zu den Ketonen $CH_2 \cdot OH—3(CH \cdot OH—CO—CH_2 \cdot OH)$.

Der Rohrzucker, $C_{12}H_{22}O_{11}$, wird mit der Nahrung aufgenommen und verwandelt sich im Darm in Dextrose. Er gehört zu den Polysacchariden und spaltet sich unter Aufnahme von Wasser in Monosaccharide, $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = 2\,C_6H_{12}O_6$.

Durch Kochen mit Säure und durch Einwirkung der Hefe zerfällt der Rohrzucker in Dextrose und Levulose. Die Hefe enthält ein darstellbares Ferment, Invertin, welches den Rohrzucker invertirt (Hoppe-Seyler).

2. Milchzucker, $C_{12}H_{22}O_{11}+H_2O$, scheidet sich in rhombischen Krystallen aus, ist schwerer löslich und schmeckt weniger süss als Traubenzucker. Der Milchzucker ist nur in der Milch enthalten. Er gehört zu den Polysacchariden. Er zerfällt in Milchsäure ($C_3H_6O_3$) durch die ihm eigenthümliche Gährung, welche durch Entwicklung eines Gährungspilzes, Bacterium lactis, bei Gegenwart von Eiweisskörpern (Casein der Milch) herbeigeführt wird. Ausserdem wird der Milchzucker durch Kochen mit verdünnten Säuren in Galactose oder Lactose gespalten, welche der Dextrose ähnlich ist und in alkoholische Gährung übergeht. Auch längere Einwirkung von Hefe bildet Galactose. Durch weiterschreitende Spaltung tritt Buttersäuregährung unter Entwicklung von CO_2 und H auf ($C_6H_{12}O_6 = C_4H_8O_2 + 2\,CO_2 + 4\,H$). Der Milchzucker ist stark rechtsdrehend; er reducirt Kupferhydroxyd schon in der Kälte.

3. Maltose, $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$, ist der Dextrose ähnlich, entsteht aus dem Amylum bei Einwirkung der Diastase und des Speichels. Die Maltose reducirt schwächer als die Dextrose und geht durch Kochen mit Säuren in Dextrose über.

b) Die Anhydride des Zuckers.

Unter den Anhydriden des Zuckers kommt das Amylum in grossen Mengen in den Pflanzenzellen vor; dasselbe ist in den Stärkekörnchen abgelagert, welche rundliche bis eiförmige, 0,1—0,01 mm grosse Körperchen bilden, die aus concentrischen Schichten zusammengesetzt sind. In kaltem Wasser quellen sie auf, beim Erwärmen lösen sie sich unvollkommen und bilden eine kleisterartige Masse. Das Molekül des Amylums ist ein Mehrfaches von $C_6H_{10}O_5$. Amylum giebt mit Jod eine charakteristische, intensiv blaue Färbung, welche beim Erwärmen verschwindet und beim Erkalten wiederkehrt.

Durch Kochen mit verdünnten Säuren spaltet sich das Amylum unter Aufnahme von Wasser in Dextrin und Dextrose:

$$3\,C_6H_{10}O_5 + H_2O = \underset{\text{Dextrin}}{2\,C_6H_{10}O_5} + \underset{\text{Dextrose.}}{C_6H_{12}O_6}$$

Bei weiterer Einwirkung geht das Dextrin auch in Dextrose über. Es bildet sich zuerst Erythrodextrin, welches sich mit Jod roth färbt, dann Achroodextrin, welches sich mit Jod nicht färbt. Durch Einwirkung der Diastase und des Speichels entstehen Maltose und Achroodextrin, welches unverändert bleibt. Die Dextrine drehen die Polarisationsebene nach rechts, sie reduciren nicht.

Den Dextrinen ähnlich sind die in den Pflanzen vorkommenden Gummiarten. Die Cellulose der Pflanzen gehört ebenfalls zu den Anhydriden des Zuckers und wird durch Kochen mit Schwefelsäure in Dextrin und Dextrose verwandelt. Sie giebt mit Schwefelsäure und Jod eine rothe Färbung, ist ganz unlöslich in Wasser, wird durch diastatische Fermente nicht verändert, löst sich in Kupferoxydammoniak zu einer klebrigen Flüssigkeit auf. Die genannten Pflanzenstoffe werden dem thierischen Körper mit der Nahrung zugeführt.

Von den Anhydriden des Zuckers kommen in den Geweben des Thierkörpers vor:

1. Das Glycogen, $C_6H_{10}O_5$. Dasselbe findet sich hauptsächlich in der Leber, in geringer Menge in den Muskeln und im Blute. Es ist eine amorphe Substanz, quillt in kaltem Wasser und löst sich unvollkommen in der Wärme. Es färbt sich mit Jod weinroth. Beim Erwärmen verschwindet diese Färbung und kehrt beim Erkalten wieder. Es wird durch dieselben Einwirkungen in Zucker verwandelt, wie das Amylum.

2. Das Tunicin, welches in dem Mantel der Seescheiden (Ascidien) enthalten ist, ist in seinen Reaktionen der Cellulose sehr ähnlich.

c) Inosit, $C_6H_{12}O_6 + 2H_2O$.

Dieser Körper ist bisher seiner empirischen Formel nach zu den Zuckerarten gerechnet worden. Er kommt in den Muskeln vor, ist auch in einigen Pflanzen, den grünen Bohnen, enthalten. Der Inosit bildet Krystalle, ist in Wasser löslich und hat einen süsslichen Geschmack. Er erleidet aber keine alkoholische Gährung, reducirt Metalloxyde nicht und ist optisch unwirksam. Doch giebt er bei Gegenwart faulender Eiweisskörper Milchsäure und Buttersäure. Da er mit Phenylhydrazin behandelt keine Reaktion giebt, so gehört er wohl nicht zu den Zuckerarten. Inosit mit NO_3H auf einem Platinblech eingedampft, mit einigen Tropfen NH_4O- und ClCa-Lösungen befeuchtet, giebt eine rosenrothe Färbung (Scherer).

2. Die Fette und die Fettsäuren.

Die in den Geweben des Thierkörpers vorkommenden Fette sind das Palmitin, Stearin und Oleïn. Ferner kommen in der Milch die Butterfette, das Butyrin, Capronin, Caprylin, Caprinin und Myristin vor. Das Stearin schmilzt bei 60°, das Palmitin bei 40°, das Olein ist bei gewöhnlicher Temperatur flüssig. Das Gemenge der drei Fette ist bei Körpertemperatur flüssig und erstarrt nach dem Tode. Die Fette sind in Wasser unlöslich, lösen sich leicht in Alkohol, Aether, Chloroform. Palmitin und Stearin scheiden sich aus den Lösungen in Krystallen ab. Das Margarin ist eine Mischung von Stearin und Palmitin und zeigt eine eigene Krystallform.

Die Fette sind Triglyceride. Das Glycerin, $C_3H_5(OH)_3$, ist ein dreiatomiger Alkohol. Werden die 3 Atome H im Hydroxyl durch die Radicale der Fettsäuren vertreten, so entstehen Aetherarten, die Fette. Dieselben zerlegen sich daher bei der Verseifung durch Alkalien in Glycerin und Fettsäuren unter Aufnahme von Wasser. Die sich bildenden fettsauren Alkalien sind Seifen. Es sei F ein Radical einer Fettsäure, so ist:

$$\underset{\text{Fett}}{C_3H_5(O \cdot F)_3} + 3 \cdot KOH = \underset{\text{Glycerin}}{C_3H_5 \cdot (OH)_3} + \underset{\text{Seife.}}{3\,KOF}$$

Bei der Spaltung der Fette durch Fermente entstehen freie Fettsäure und Glycerin:

$$C_3H_5(O \cdot F)_3 + 3\,H_2O = C_3H_5(OH)_3 + 3\,F \cdot OH.$$

Das Glycerin ist eine neutrale, syrupöse, mit Wasser mischbare Flüssigkeit; es ist als solches im Körper nicht nachweisbar, bildet sich aber im Darm aus den Fetten.

Die homologe Reihe der flüchtigen Fettsäuren ist nach der Formel $C_nH_{2n}O_2$ zusammengesetzt; sie bestehen aus dem Radical $C_nH_{2n-1}O$ und OH. Diese Reihe ist folgende:

Ameisensäure	CH_2O_2	$= H \cdot CO \cdot OH$
Essigsäure	$C_2H_4O_2$	$= CH_3 \cdot CO \cdot OH$
Propionsäure	$C_3H_6O_2$	$= C_2H_5 \cdot CO \cdot OH$
Buttersäure	$C_4H_8O_2$	$= C_3H_7 \cdot CO \cdot OH$
Baldriansäure	$C_5H_{10}O_2$	$= C_4H_9 \cdot CO \cdot OH$
Capronsäure	$C_6H_{12}O_2$	$= C_5H_{11} \cdot CO \cdot OH$
Caprylsäure	$C_8H_{16}O_2$	$= C_7H_{15} \cdot CO \cdot OH$
Caprinsäure	$C_{10}H_{20}O_2$	$= C_9H_{19} \cdot CO \cdot OH$
Myristinsäure	$C_{14}H_{28}O_2$	$= C_{13}H_{27} \cdot CO \cdot OH$
Palmitinsäure	$C_{16}H_{32}O_2$	$= C_{15}H_{31} \cdot CO \cdot OH$
Stearinsäure	$C_{18}H_{36}O_2$	$= C_{17}H_{35} \cdot CO \cdot OH.$

Die niederen Glieder dieser Reihe sind bei gewöhnlicher Temperatur flüssig, leicht flüchtig und haben einen stechenden Geruch, die höheren Glieder sind fest. Ihre Siedepunkte steigen mit zunehmendem CH_2 um je 19° C. Sie lassen sich unzersetzt destilliren.

Die Palmitin- und Stearinsäure sind in Wasser unlöslich, lösen sich in Alkohol und Aether und scheiden sich in Krystallen ab.

Die Oleïnsäure ($C_{18}H_{33}O \cdot OH$) gehört zu der Reihe ($C_nH_{2n-2}O_2$) der Acrylsäure ($C_3H_4O_2$), ist eine ölige Flüssigkeit und zersetzt sich beim Verdampfen in niedere Glieder der Reihe von unangenehmem Geruch.

Die Fettsäuren kommen im freien Zustande nur in geringen Mengen im Darm und in den Geweben vor. Die niederen Glieder erscheinen zum Theil im Schweiss. Die höheren Glieder gehen durch Oxydation allmählig in niedere Glieder der Reihe über.

3. Das Cholesterin ($C_{26}H_{44}O$).

Dasselbe kommt sehr verbreitet im thierischen Körper vor, besonders reichlich in der Galle und dem Nervengewebe. Die meisten Gallensteine bestehen aus Cholesterin, auch findet es sich in vielen anderen pathologischen Gebilden. Das Cholesterin ist eine farblose, in Wasser unlösliche, in Alkohol, Aether, Chloroform gut lösliche Substanz und scheidet sich in rhombischen Tafeln aus, welche sich mit concentrirter Schwefelsäure und Jod roth bis blauviolett färben. Es schmilzt bei 145° C. Seine Constitution ist unbekannt. Es verhält sich wie ein einatomiger Alkohol ($C_{26}H_{43} \cdot OH$), indem es mit Essigsäure eine ätherartige Verbindung bildet.

4. N-freie Säuren.

1. Oxalsäure, $\begin{array}{l} CO \cdot OH \\ | \\ CO \cdot OH \end{array}$, kommt im Harn vor und scheidet sich in Kalksalzen desselben ab.

2. Die Milchsäuren, $C_3H_6O_3$. Die gewöhnliche Milchsäure, welche aus der Gährung des Milchzuckers der Milch sich bildet, hat die Zusammensetzung: $\begin{array}{l} CH_3 \\ | \\ CH \cdot OH \\ | \\ CO \cdot OH \end{array}$. Sie ist demnach Aethylidenmilchsäure. Sie bildet eine syrupöse Flüssigkeit von saurer Reaktion und verbindet sich zu einem durch Krystallform gut erkennbaren Zinksalz $(C_3H_5O_3)_3 \cdot Z_n + 3\,H_2O$. Sie ist optisch inaktiv.

Eine Modification derselben ist die Fleischmilchsäure, welche im Muskel vorkommt. Dieselbe dreht die Polarisationsebene rechts.

Die Aethylenmilchsäure ($CH_2—CH_2OH—COOH$) kommt im Körper nicht oder nur in sehr kleinen Mengen vor.

In Krankheiten treten auch Acetessigsäure, Oxybuttersäure im Harn auf.

B. Die N-haltigen Verbindungen.

1. Proteïne.

Die wichtigsten N-haltigen Verbindungen des Organismus sind die Eiweisskörper oder Proteïne. Sie bilden den Hauptbestandtheil des Protoplasmas. Ihre chemische Zusammensetzung ist unbekannt, aber sie spalten sich innerhalb und ausserhalb des lebenden Körpers in eine Anzahl von Zersetzungsproducten bekannter Constitution. Ihre procentische Zusammensetzung ist: C = 50—55%, H = 6,5—7,3%, N = 15—18%, O = 20—23,5%, S = 0.3—2.2%. Charakteristisch ist der Gehalt an S. Sie sind schwer in reinem Zustande darzustellen und werden meist als amorphe Niederschläge erhalten, da sie schwer krystallisirbar sind. Eiweisskrystalle sind aus dem Samen des Kürbis und der Paranüsse gewonnen (Drechsel); auch die im Dotter einiger Eier vorkommenden Plättchen (Aleuronplättchen) scheinen Eiweisskrystalle zu sein. Albumine bilden mit Ammoniumsulfat Krystalle (Hofmeister).

Beim Erhitzen mit starken Säuren und Alkalien, sowie bei der Fäulniss entstehen aus den Proteïnen CO_2, NH_3, Leucin, Tyrosin, Asparaginsäure, Glutaminsäure und andere Körper.

Die in Wasser löslichen Eiweisskörper gerinnen zum Theil durch Erhitzen bei bestimmten Temperaturen oder werden durch gewisse Reagentien ausgefällt. Sie besitzen linksseitige Circumpolarisation.

Aus neutralen oder sauren Lösungen werden alle Eiweisskörper durch basisches Bleiacetat unter Zusatz von Ammoniak gefällt. Aus saurer Lösung werden alle Eiweisse durch Phosphorwolframsäure, Jodquecksilberjodkalium und durch Gerbsäure gefällt. Aus schwach alkalischen Lösungen werden sie durch Quecksilberchlorid gefällt.

Zur Erkennung der Eiweisskörper dienen folgende Reaktionen:

1. Bei Zusatz von Salpetersäure geben viele Eiweisslösungen einen Niederschlag, welcher sich beim Erhitzen gelb färbt. Der gelbe Körper, Xanthoproteïnsäure, wird auf Zusatz von Ammoniak tief orangegelb. Auch die in Salpetersäure löslichen Eiweisse nehmen beim Kochen gelbe Färbung an.

2. Das Millon'sche Reagens, eine Lösung von salpetersaurem Quecksilberoxyd mit etwas salpetriger Säure, erzeugt mit Eiweiss beim Kochen eine rosenrothe Färbung.

3. Die meisten Eiweisslösungen werden durch Essigsäure und Ferrocyankalium, ebenso durch Essigsäure und Natriumsulfat ausgefällt.

4. Alle Eiweisslösungen geben auf Zusatz von Kalilauge und verdünnter Kupfersulfatlösung eine roth- bis blauviolette Färbung (Biuretreaktion).

5. Beim Kochen mit Eisessig und concentrirter Schwefelsäure zeigen die Eiweisskörper eine schöne Violettfärbung. Beim Erhitzen mit Salzsäure entstehen verschiedene Färbungen.

Zur sicheren Erkennung der Eiweisse müssen mehrere der genannten Reaktionen angestellt werden.

Die Eiweisse kommen im thierischen Körper in vielen Modificationen vor. Sie gehen mit Salzen, Alkalien und Säuren, wie es scheint, molekulare Bindungen ein, wodurch sich ihre Eigenschaften mannigfach ändern. Man hat sie in folgende Gruppen eingetheilt:

a) Albumine.

Die Albumine bilden in Wasser colloide Lösungen, welche beim Erhitzen coaguliren. Durch neutrale Salze der Alkalien und alkalischen Erden werden sie nicht gefällt. Durch starke Säuren werden sie gefällt und langsam in Acidalbumin verwandelt. Auf Zusatz von Alkali gehen sie in Albuminate über. Sie werden ferner durch Gerbsäure, aber nicht durch Essigsäure gefällt. Sie werden durch die Salze der schweren Metalle, z. B. Quecksilberchlorid, essigsaures Bleioxyd, gefällt. Der mit Kupfersulfat erzeugte Niederschlag löst bei weiterem Zusatz wieder auf. Jodtinctur erzeugt einen gelben Niederschlag. Ausserdem gelten alle oben angeführten Eiweissreaktionen.

1. Eieralbumin gerinnt bei 72—75° C., ist durch Aether und Alkohol aus seinen Lösungen fällbar. Das durch Dialyse oder aus der Kupfersulfatfällung hergestellte aschenfreie Albumin verliert seine Gerinnbarkeit (Harnack).

2. Das Serumalbumin, welches im Blute (Serum) enthalten ist, wird durch Aether nicht gefällt, zeigt sonst dieselben Eigenschaften wie das Eieralbumin. Ebenso verhält sich das Lactalbumin der Milch.

Die specifische Linksdrehung dieser Albumine ist verschieden.

b) Globuline.

Die Globuline sind in reinem Wasser unlöslich, in verdünnten Lösungen neutraler Alkalisalze, wie ClNa und $MgSO_4$, dagegen löslich. Sie fallen beim Erhitzen oder Zusatz von H_2O aus diesen Lösungen aus; ferner werden sie durch Sättigen der Salzlösungen mit Krystallen von $MgSO_4$ ausgefällt.

Unter den Globulinen sind durch Zusatz von ClNa-Krystallen aus den Lösungen fällbar: 1. das Myosin, welches den Bestandtheil der Muskelfaser bildet; 2. die Fibringeneratoren, das Paraglobulin und Fibrinogen (fibrinoplastische Substanz, Serumglobulin) (s. S. 35), welche das Fibrin des Blutes bilden. Durch Krystalle von ClNa nicht fällbar sind: 3. das Globulin der Krystalllinse; 4. das Vitellin des Eidotters.

c) Acidalbumin.

Die Acidalbumine entstehen durch Behandeln der Albumine und Globuline mit Säuren. Aus den sauren Lösungen werden sie durch Kochen nicht gefällt. Beim Neutralisiren derselben fallen sie aus; sie sind in reinem Wasser und neutralen Salzlösungen unlöslich. Durch Ueberschuss von Alkali oder Sodalösung lösen sie sich auf und verwandeln sich schnell in Alkalialbuminat. Acidalbumine entstehen bei der Magenverdauung.

d) Albuminate.

Die Albuminate bilden sich durch Einwirkung starker Alkalien auf die Albumine und Globuline. Nach Zusatz von einigen Tropfen Kalilauge zu Eier-

albumin scheidet sich das Alkalialbuminat (Lieberkühn) gallertig aus. Die alkalischen Lösungen gerinnen beim Erhitzen nicht, sie geben beim Neutralisiren eine Ausfällung, welche sich im Ueberschuss der Säure zu Acidalbumin auflöst. In reinem Wasser ist das ausgefällte Albuminat wenig löslich. Die Albuminate kommen im Blute und anderen alkalischen Säften vor.

Das Caseïn der Milch schliesst sich in seinen Eigenschaften den Albuminaten am nächsten an. Es gerinnt nicht beim Erhitzen, wird durch Säuren gefällt, ohne sich im Ueberschuss wieder zu lösen. Es wird durch Laabferment bei Gegenwart von Calciumsalzen gefällt. Da es nicht ganz P-frei darzustellen ist, wird es von Einigen auch zu den Nucleïnen gezählt.

e) Die Peptone und Albumosen.

Die Peptone sind in Wasser leicht lösliche Eiweisskörper, welche durch Membranen gut diffundiren. Sie entstehen bei der Verdauung durch Einwirkung der Fermente (Enzyme) aus anderen Eiweissen. Die Zwischenproducte sind die Albumosen. Man nimmt an, dass die Peptone durch Spaltung der Eiweissmoleküle unter Aufnahme von Wasser entstehen, da sie sich auch durch Erhitzen der Albuminlösungen unter hohem Druck bilden. Im lebenden Körper verwandeln sie sich wieder in andere Eiweisse.

Die Peptonlösungen werden beim Kochen und durch Essigsäure und Ferrocyankalium nicht gefällt. Sie fallen durch Quecksilberchlorid aus und geben eine rothviolette Biuretreaktion (s. Verdauung, S. 180).

2. Albuminoide.

Die Albuminoide sind in ihrer chemischen Zusammensetzung den Eiweisskörpern ähnlich, aber ihnen physiologisch nicht gleichwerthig. Sie bilden die Grundsubstanzen des Bindegewebes, des Schleimgewebes, des Knochens und Knorpels und der Epidermoidalgewebe, der Haare, Nägel u. s. w. Sie enthalten etwas mehr O als die Eiweisse und sind daher wahrscheinlich als Oxydations- und Spaltungsproducte derselben anzusehen. Im thierischen Körper können sie nicht wieder in Eiweisse zurückverwandelt werden. Sie zerfallen im Organismus, durch Reagentien und Fäulniss in ähnliche Producte wie die Eiweisse.

1. Collagen und Glutin. Das Collagen (leimgebende Substanz) ist in der Grundsubstanz des Bindegewebes, der Sehnen, Bänder, Fascien und des Knochens enthalten. In kaltem Wasser quillt dasselbe und verwandelt sich beim Kochen in das Glutin (Leim). Das Glutin bildet in Wasser eine colloide Lösung, welche beim Erkalten erstarrt. Die Glutinlösungen werden weder beim Erhitzen noch durch starke Säuren gefällt. Dagegen erzeugt Gerbsäure eine vollständige Ausfällung des Glutins. Beim Gerben des Leders findet eine Einwirkung der Gerbsäure auf das Collagen statt. Essigsäure und Ferrocyankalium erzeugen nur geringe, im Ueberschuss lösliche Fällungen. Quecksilberchlorid fällt Glutin nur bei Gegenwart von ClNa und ClH. Die Leimlösungen geben die Biuretreaktion, mit Millon's Reagens aber nur sehr geringe Färbung. Durch anhaltendes Kochen verlieren die Leimlösungen das Vermögen zu gelatiniren. Die Leimlösungen besitzen linksseitige Circumpolarisation. Das Glutin gewinnt man durch Auskochen des Knochens und Bindegewebes.

2. Chondrin. Das Chondrin ist neben dem Collagen (Glutin) in den Knorpeln enthalten und besitzt, wie das Glutin, das Vermögen zu gelatiniren. Es wird zum Unterschiede von Glutin aus seiner Lösung durch Essigsäure gefällt. Ausserdem wird es durch Gerbsäure und die schweren Metallsalze gefällt. Beim Kochen mit verdünnter Salzsäure bildet sich eine Kupferoxyd reducirende Substanz, wahrscheinlich eine Zuckerart. Das Chondrin wird daher für ein Glycosid gehalten.

3. Elastin ist der Rückstand des elastischen Gewebes (Nackenband, Ligamenta flava der Wirbel), wenn dasselbe durch Extraktion mit Wasser, Alkohol und Aether von anderen Substanzen befreit ist. Es ist in neutralen Flüssigkeiten gänzlich unlöslich und wird durch starke Alkalien und Säuren nur unter Zersetzung gelöst. Mit verdünnten Säuren und Alkalien behandelt soll es schwefelfrei werden.

4. Keratin (Hornstoff) nennt man den unlöslichen Rückstand, welchen man erhält, wenn man Hornsubstanzen, Haare, Nägel, Horn, Epidermis u. s. w., durch Auskochen mit Wasser, Alkohol, Aether und verdünnten Säuren von anderen löslichen Substanzen befreit. Es ist ebenso unlöslich wie Elastin und zersetzt sich

beim Kochen mit stärkeren Säuren in Leucin und Tyrosin. Zu den Keratinen gehört auch das Neurokeratin der markhaltigen Nervenfasern, welches der Verdauung widersteht.

5. Mucin. Das Mucin (Schleimstoff) ist in den schleimigen Secreten, im Speichel und in dem Schleimgewebe (Warthon'sche Sulze, Chorda dorsalis, Gallertgewebe der Quallen) enthalten. Das Mucin bildet in Wasser eine colloide Lösung und wird durch Essigsäure und Alkohol ausgefällt. Beim Erhitzen gerinnt es nicht, in Alkalien ist es gut löslich, durch verdünnte Säuren wird es gefällt und im Ueberschuss wieder gelöst. Beim Erhitzen in verdünnten Säuren wird es in Albumin und eine reducirende Substanz zerlegt; daher wird es auch für eine proteïd- und glycosidartige Substanz gehalten.

Das Chitin, die in dem Panzer der Crustaceen und Insecten enthaltene Substanz, liefert, mit Säuren behandelt, ebenfalls einen zuckerartigen Körper und wird daher auch als Glycosid betrachtet.

Bei der Bildung der Binde- und Stützsubstanzen des Körpers treten beim Embryo in der Chorda zuerst das Mucin, dann im Knorpel und Knochen die Chondrin- und Glutin-gebenden Substanzen auf.

Das Knochengewebe enthält 11—12 % Wasser. Die Trockensubstanz besteht aus 65,44 % unorganischer und 34,56 % organischer Masse. Die unorganischen Bestandtheile sind: phosphorsaures Calcium 83,89 %, phosphorsaures Magnesium 1,04 %, Calcium an Cl, Fl und CO_2 gebunden 7,65 %, CO_2 5,73 %, Chlor 0,18 %, Fluor 0,23 %. Die Salze sind mit der organischen Substanz (Osseïn) wahrscheinlich chemisch verbunden.

3. Spaltungsproducte der Eiweisse und Albuminoide.

Durch den Stoffwechsel bilden sich eine Anzahl von N-haltigen Körpern aus den Eiweissen und eiweissähnlichen Stoffen. Dieselben entstehen aus diesen auch zum Theil durch Fäulniss oder Einwirkung von Reagentien. Diese Körper sind ihrer Constitution nach als Ammoniakderivate bekannt; sie gehören zum Theil zu den Aminen, in denen H-atome des Ammoniaks durch Kohlenwasserstoffreste vertreten sind, zum Theil zu den Amiden, in denen H-atome des Ammoniaks durch Säurereste ersetzt sind. Man findet daher die Atomgruppe $—NH_2$ in ihnen vor.

1. Leucin = Amidocapronsäure, $\begin{array}{l} C_5H_{10} \cdot NH_2 \\ | \\ CO \cdot OH \end{array}$, bildet kleine weissglänzende, sich fettig anfühlende Krystallblättchen, welche in Wasser, noch leichter in Säuren und Alkalien löslich sind. Es findet sich in vielen Organen, Gehirn, Lunge, Leber, und entsteht im Darm bei der Pancreasverdauung. Es bildet sich ferner bei der Fäulniss der Eiweisskörper, im faulenden Käse, in faulenden thierischen Organen, im stinkenden Fussschweisse, in pathologischen Gebilden. Man erhält das Leucin in grösseren Mengen durch anhaltendes Kochen von Hornspänen mit verdünnter Schwefelsäure.

2. Tyrosin, $C_9H_{11}NO_3$, tritt in Begleitung des Leucins auf, bildet sich ebenfalls im Darm bei der Pankreasverdauung und entsteht, durch Fäulniss der Eiweisskörper. Es wird ebenfalls beim Kochen von Hornspähnen mit verdünnter Schwefelsäure in grösserer Menge erhalten, ist in kaltem Wasser schwer löslich, leichter in heissem, und scheidet sich in farblosen, seidenglänzenden Krystallnadeln aus. Das Tyrosin gehört zu den Benzolverbindungen und hat die Zusammensetzung: $C_6H_4{<}\begin{array}{l} OH \\ CH_2—CH(NH_2) \cdot COOH \end{array}$. Es färbt sich beim Erhitzen mit Millon-schem Reagens roth.

3. Glycocoll, Glycin oder Leimzucker = Amidoessigsäure, $CH_2 \cdot NH_2—COOH$, kommt als solches im Körper nicht vor, bildet sich bei Zersetzung der Glycocholsäure, Hippursäure, Harnsäure und des Leims durch Kochen mit Säuren. Es ist künstlich aus Monochloressigsäure und Ammoniak dargestellt, ist in Wasser leicht löslich, von süsslichem Geschmack und scheidet sich in grösseren rhombischen Krystallen aus; es bildet mit Säuren und Alkalien gut krystallisirende Verbindungen.

Das Glycocoll kommt in zwei gepaarten Säuren vor: in der Glycocholsäure der Galle, welche aus der Cholalsäure, $C_{24}H_{40}O_5$, und dem Glycocoll besteht (s. S. 192), und in der Hippursäure des Harns, welche aus Benzoësäure, $C_6H_5 \cdot COOH$, und Glycocoll zusammengesetzt ist (s. S. 252).

$$\text{Glycocholsäure} = \begin{array}{l} CH_2 \cdot NH\,(C_{24}H_{39}O_4) \\ | \\ COOH \end{array}, \quad \text{Hippursäure} = \begin{array}{l} CH_2 \cdot NH\,(C_6H_5 \cdot CO) \\ | \\ COOH \end{array}.$$

4. Taurin = Amidoäthylsulfonsäure (Amidoisäthionsäure), $\begin{array}{l} CH_2 \cdot NH_2 \\ | \\ CH_2 \cdot SO_3 \cdot H. \end{array}$

Das Taurin ist ein Zersetzungsprodukt der Taurocholsäure, welche aus Taurin und Cholalsäure zusammengesetzt ist.

$$\text{Taurocholsäure} = \begin{array}{l} CH_2 \cdot NH\,(C_{24}H_{39}O_4) \\ | \\ CO \cdot OH \end{array}.$$

Das Taurin kommt als solches in den Muskeln, der Lunge, den Nieren in kleiner Menge vor. Es ist in Wasser löslich und scheidet sich in farblosen prismatischen Krystallen aus; in absolutem Alkohol und Aether ist es unlöslich.

(Das Cystin, $C_6H_{12}N_2S_2O_4$, ein S-haltiger Körper, kommt in pathologischen Fällen im Harn und in Blasensteinen vor, ist in Wasser unlöslich, in Ammoniak löslich und scheidet sich daraus in Krystallen ab.)

5. Kreatin und Kreatinin. Das Kreatin, $C_4H_9N_3O_2$, ist besonders in dem Safte der Muskeln enthalten und findet sich in allen übrigen Flüssigkeiten des Körpers. Es ist eine farblose, in Wasser lösliche, neutrale, gut krystallisirbare Substanz. Mit Säuren bildet es lösliche, krystallisirbare Verbindungen. Seine Zusammensetzung wird vom Guanidin ($NH_2—CN \cdot H—NH_2$) abgeleitet; Kreatin ist gleich Methylguanidinessigsäure:

$$\begin{array}{l} N—(CH_3)—CH_2 \cdot CO \cdot OH \\ | \\ CN—H \\ | \\ NH_2 \end{array}$$

Beim Kochen mit Barytwasser oder verdünnten Säuren entsteht aus dem Kreatin durch Verlust von H_2O das Kreatinin.

Kreatinin, $C_4H_7N_3O$, ist namentlich im Harn enthalten, in Wasser leicht löslich, krystallisirbar und von alkalischer Reaktion; es verbindet sich mit Säuren zu krystallisirbaren Körpern. Eine durch Krystallform charakteristische, schwer lösliche Verbindung ist das Chlorzinkkreatinin: $(C_4H_7N_3O)_2ZnCl_2$. Dem Kreatinin giebt man die Formel:

$$\begin{array}{l} N—(CH_3)—CH_2 \cdot CO \\ | \qquad\qquad\qquad\quad | \\ CN—H \qquad\qquad\;\; | \\ | \qquad\qquad\qquad\quad | \\ NH \qquad\qquad\qquad | \\ \lfloor__________\rfloor \end{array}$$

Das Kreatin zerfällt beim Kochen mit verdünnten Alkalien in Methylglycocoll = Sarkosin und Harnstoff unter Aufnahme von H_2O.

$$C_4H_9N_3O_2 + H_2O = \underset{\text{Sarkosin}}{C_3H_7NO_2} + \underset{\text{Harnstoff.}}{CO \cdot (NH_2)_2}$$

$$C_3H_7NO_2 = \begin{array}{l} CH_2 \cdot NH\,(CH_3) \\ | \\ CO \cdot OH \end{array}.$$

Das Sarkosin kommt im lebenden Körper nicht vor. Aus Cyanamid ($CN \cdot NH_2$) und Sarkosin kann man Kreatin synthetisch darstellen (Volhard).

6. Das Xanthin, $C_5H_4N_4O_2$, und das Hypoxanthin (Sarkin), $C_5H_4N_4O$, kommen im Muskel und anderen Geweben (Milz) in geringer Menge vor. Beide sind in kaltem Wasser schwer löslich. Beide lösen sich gut in Ammoniak. Aus der ammoniakalischen Lösung wird das Hypoxanthin durch Silbernitrat gefällt. Das Carnin, $C_7H_8N_4O_3 + H_2O$, kommt ebenfalls im Muskel vor, ist im Wasser schwer löslich und geht durch Salpetersäure in Hypoxanthin über. Das Guanin, $C_5H_5N_5O$, vornehmlich in Spinnenexcrementen und im Guano enthalten, kommt in geringer Menge im Pancreas und der Leber vor.

7. Harnsäure. Die Harnsäure, $C_5H_4N_4O_3$, ist hauptsächlich im Harn, reichlich in dem der Vögel und Reptilien, enthalten. Sie bildet in reinem Zustande ein farbloses, in Wasser schwer lösliches Pulver. Aus dem Harn scheidet

sie sich durch Zusatz von Säuren in gelben, farbstoffhaltigen Krystallen (Wetzsteinform) aus. Die neutralen Alkalisalze der Harnsäure sind in Wasser leicht, die sauren Salze schwer löslich.

Die drei Körper: Hypoxanthin, $C_5H_4N_4O$, Xanthin, $C_5H_4N_4O_2$, und Harnsäure, $C_5H_4N_4O_3$, zeigen in ihrer chemischen Zusammensetzung eine Zunahme um je ein Atom O und haben wahrscheinlich eine analoge Constitution. Man ertheilt der Harnsäure folgende rationelle Formel:

```
NH—CO
|    |
CO—C—NH\
|   ||    >CO.
NH—C—NH/
```

Mit Salpetersäure zur Trockne eingedampft giebt die Harnsäure einen gelbrothen Rückstand, die Purpursäure, welche mit Ammoniak eine purpurrothe Farbe (Murexid) erzeugt. Bei langsamer Einwirkung der Salpetersäure oxydirt sich die Harnsäure in Harnstoff und Alloxan:

$$C_5H_4N_4O_3 + H_2O + O = \underset{\text{Alloxan}}{C_4H_2N_2O_4} + \underset{\text{Harnstoff.}}{CH_4N_2O}$$

Das Alloxan ist Mesoxalylharnstoff, welcher durch weitere Oxydation in Oxalylharnstoff (Parabansäure) und CO_2 zerfällt.

```
NH—CO              NH—CO
|    |             |      |
CO—CO + O    =     CO     |   + CO2
|    |             |      |
NH—CO              NH—CO
Alloxan            Parabansäure.
```

In alkalischer Lösung wird dagegen die Harnsäure durch Kaliumpermanganat zu Allantoin, $C_4H_6N_4O_3$, oxydirt, ein Körper, welcher in der Allantoisblase des Fötus enthalten ist und auch im Kälberharn vorkommt. Das Allantoin ist eine in Wasser lösliche, krystallisirbare Substanz; es wird durch ammoniakalische Silberlösung und salpetersaures Quecksilberoxyd gefällt. Seine rationelle Formel ist:

```
   /NH—CH—NH—CO—NH2
CO<     |
   \NH—CO.
```

8. Der Harnstoff. Der Harnstoff, $CO \cdot (NH_2)_2$, das Biamid der Kohlensäure, $CO \cdot (OH)_2$, ist der wesentliche organische Bestandtheil des Harnes beim Menschen, allen Säugethieren und den nackten Amphibien. Ausserdem ist er immer in kleinen Mengen im Blute und der Lymphe enthalten. Der Harnstoff kann künstlich aus cyansaurem Ammonium ($CN \cdot O \cdot NH_4$) dargestellt werden, welches man aus Ammoniumsulfat und cyansaurem Kalium erhält (Wöhler). Das cyansaure Ammonium setzt sich beim Eindampfen in alkoholischer Lösung in Harnstoff um, $CNO \cdot NH_4 = CO \cdot (NH_2)_2$.

Aus dem Harn gewinnt man den Harnstoff durch Eindampfen desselben zur Syrupconsistenz. Auf Zusatz von Salpetersäure in der Kälte scheidet sich salpetersaurer Harnstoff in Krystallblättchen aus, welcher zwischen Fliesspapier getrocknet, in Wasser vertheilt und mit Bariumcarbonat bis zur Sättigung der Salpetersäure behandelt wird. Der trockene Rückstand wird mit Alkohol extrahirt, aus welchem der Harnstoff auskrystallisirt. Der Harnstoff krystallisirt in farblosen, langen, prismatischen, vierseitigen Nadeln, ist in Wasser und Alkohol löslich, in Aether unlöslich.

Der Harnstoff ist in seinen Lösungen neutral, von bitterem, salzigem Geschmack, verbindet sich mit Säuren und Basen. Der salpetersaure Harnstoff, $CON_2H_4 \cdot NO_3H$, ist in Wasser und Salpetersäure schwer löslich und scheidet sich in sechsseitigen Tafeln des rhombischen Systems aus, welche einen Kantenwinkel von 82° zeigen. Auch mit Oxalsäure und Phosphorsäure giebt er gut krystallisirende Verbindungen. Mit Salzen, z. B. mit Chlornatrium, scheidet er sich in gut krystallisirbaren Verbindungen aus.

Die Harnstofflösungen geben mit salpetersaurem Quecksilberoxyd weisse Niederschläge. Dieser Ausfällung bedient man sich bei der von Liebig angegebenen Titrirmethode zur Bestimmung der Harnstoffmenge im Harn. Man setzt

von der Titrirflüssigkeit so viel hinzu, bis aller Harnstoff gefällt ist und erkennt den geringsten Ueberschuss der Hg-Lösung im Harn durch Eintropfen desselben in kohlensaures Natron an der Entstehung eines gelben Niederschlages.

Der Harnstoff schmilzt beim Erhitzen und zersetzt sich bei 150—170° in Biuret und Ammoniak:

$$2\,CON_2H_4 = \underset{\text{Biuret.}}{C_2O_2N_3H_5} + NH_3$$

Das Biuret, $\begin{matrix} CO \cdot NH_2 \\ | \\ NH \\ | \\ CO \cdot NH_2 \end{matrix}$, giebt mit Natronlauge und Kupfersulfat eine rothviolette Färbung, die Biuretreaktion, welche auch die Eiweisse geben.

Beim Erhitzen mit Wasser unter hohem Drucke, beim Kochen mit Alkalien und Säuren, sowie bei der Fäulniss im Harn zerfällt der Harnstoff unter Wasseraufnahme in kohlensaures Ammoniak:

$$CON_2H_4 + 2H_2O = (NH_4)_2 \cdot CO_3.$$

9. Das Indol, C_8H_7N, und Skatol, C_8H_9N, sind übel riechende Fäulnissproducte der Eiweisskörper, welche im Darm entstehen. Sie gehören zu den Benzolverbindungen. Das Indol (Baeyer) hat die Formel: $C_6H_4{<}{}^{CH}_{NH}{>}CH$. Das Skatol ist Methylindol (Brieger) von der Formel: $C_6H_4{<}{}^{C(CH_3)}_{NH}{>}CH$.

Das Indol ist die Muttersubstanz der Indigokörper, welche im Harn erscheinen.

4. Proteïde.

Die sehr complicirt zusammengesetzten Körper, welche bei ihrer Zersetzung Eiweiss geben, hat man Proteïde genannt. Sie enthalten zum Theil Phosphor und Eisen in organischer Bindung. Zu ihnen gehören:

1. Das Hämoglobin, wesentlicher Bestandtheil der rothen Blutkörperchen (s. Blut, S. 38), und Verbindungen desselben. Es zerlegt sich beim Erhitzen in geronnenes Albumin und Hämatin, welches Fe-haltig ist.

2. Das Nucleoalbumin ist ein wesentlicher Bestandtheil der Zellenkerne, enthält Phosphor und zerlegt sich bei der Magenverdauung in Pepton und einen phosphorreichen unlöslichen Körper, das Nucleïn. Das Nucleïn zersetzt sich bei der Behandlung mit Alkalien oder Säuren in einen Eiweisskörper und Nucleïnsäure, welche sich in Phosphorsäure und mehrere Basen (Xanthin, Guanin, Hypoxanthin, Adenin) spaltet (Miescher, Kossel, Altmann). Zu den Nucleoalbuminen rechnet man in neuerer Zeit auch das Caseïn der Milch und das Vitellin des Eidotters, da sie nicht P-frei dargestellt werden können. Nucleoalbumine kommen namentlich reichlich im Eidotter und Sperma vor. Im Eidotter soll auch ein Fe-haltiges Nucleoalbumin (Hämatogen) enthalten sein (Bunge). Die Nucleoalbumine geben alle Reaktionen der Eiweisskörper.

5. Lecithine.

Die Lecithine (Hoppe-Seyler, Diakonow) sind P-haltige Substanzen, welche in vielen Organen, besonders im Eidotter und der Gehirnsubstanz in grösseren Mengen vorkommen. Sie zersetzen sich bei der Fäulniss und durch Kochen mit Säuren oder Basen (Barytwasser) in Glycerinphosphorsäure, $C_3H_5 \cdot (OH)_2 \cdot (PO_4H_2)$, in eine Fettsäure und in die Basen Cholin oder Neurin. Das Cholin ($C_5H_{15}NO_2$) hat die Zusammensetzung: $CH_2(OH) \cdot CH_2 \cdot N(CH_3)_3OH$ und besteht aus dem Glycol, $CH_2(OH) \cdot CH_2(OH)$, und dem Trimethylamin, $N(CH_3)_3$. Es kommt in der Galle vor. Das Neurin, $C_5H_{13}NO$, wird aus der Gehirnsubstanz gewonnen und hat die Zusammensetzung: $\begin{matrix} CH_2\text{—}O \\ |\quad\;\; | \\ CH_2\text{—}N(CH_3)_3 \end{matrix}$. Beide Körper haben stark basische Eigenschaften, ihre Chlorverbindungen geben mit Platinchlorid goldgelbe Krystalle. Sie zerfallen beim Erhitzen unter Bildung des durch den Geruch leicht erkennbaren Trimethylamins (Bestandtheil der Häringslake).

Hieraus lässt sich die Constitution des Lecithins ableiten. Dasselbe kann als ein Glycerin betrachtet werden, in welchem 2 H-Atome der Hydroxylgruppe durch den Fettsäurerest, das dritte H-Atom durch den Phosphorsäurerest vertreten sind; in letzterem ist ausserdem ein H-Atom durch den Neurinrest ersetzt. Die darin enthaltenen Fettsäurereste gehören der Oel-, Stearin- oder Palmitinsäure an:

$$\text{Lecithin} = \begin{array}{l} CH_2 \cdot O \cdot C_{18}H_{33}O \\ | \\ CH \cdot O \cdot C_{16}H_{31}O \\ | \\ CH_2 \cdot O \cdot PO \begin{cases} OH \\ O \cdot CH_2 \cdot CH_2—N(CH_3)OH. \end{cases} \end{array}$$

Das Lecithin bildet eine wachsartige Masse, welche in Alkohol leicht, in Aether weniger löslich ist und sich krystallinisch ausscheidet. In Wasser quillt es zu einer kleisterartigen Masse. Durch Alkalien wird es schnell verseift und bildet fettsaure, glycerinphosphorsaure Alkalien und Cholin. Bei der Fäulniss der thierischen Organe entstehen aus ihm neben Neurin noch andere, giftig wirkende Körper (Ptomaïne).

6. Protagon.

Protagon ist ebenfalls ein P-haltiger, aus der Gehirnsubstanz dargestellter krystallinischer Körper (Liebreich). Er zerfällt beim Kochen mit Barytwasser in die Zersetzungsproducte des Lecithins und in einen P-freien Körper, das Cerebrin, welches beim Kochen mit Säuren einen reducirenden Körper (Galactose) giebt und daher für ein Glycosid gehalten wird.

7. Farbstoffe.

Die Farbstoffe sind N-haltige Körper von unbekannter Constitution und als Derivate der Proteïne und Proteïde anzusehen. Dieselben sind zum Theil krystallisirbar, zum Theil amorph. Sie kommen in Flüssigkeiten, Galle, Harn, Blut, in gelöstem Zustande vor, andere als amorphe Körnchen, sog. Pigmente, in Zellen abgelagert.

Die gelösten Farbstoffe sind: 1. Gallenfarbstoffe, Bilirubin und Biliverdin, von denen das erstere goldgelbe Krystalle bildet, das zweite eine amorphe Substanz von grüner Farbe; 2. Harnfarbstoffe, das Urobilin (= Hydrobilirubin) und unbekannte Stoffe, das Indigblau aus dem Indican oder den Indoxylverbindungen des Harns; 3. Luteïn, der gelbe Farbstoff des Eidotters; 4. der Sehpurpur der Netzhaut. (Der Blutfarbstoff, das Hämoglobin, ist unter den Proteïden genannt.)

Zu den sog. Pigmenten gehört 5. das Melanin, der schwarze oder braune Farbstoff, der in den Pigmentzellen der Chorioidea, der Iris, der Epidermis, in den Haaren und auch in inneren Organen abgelagert ist.

8. Fermente.

Man theilt die Fermente in organisirte oder geformte und in nicht organisirte oder ungeformte ein. Die geformten Fermentkörper sind zu den Pilzen gehörige Mikroorganismen, die ungeformten sind amorphe Substanzen von unbekannter Constitution. Die ungeformten Fermente oder Enzyme kommen als Producte des thierischen und pflanzlichen Organismus vor. Sie haben die charakteristische Fähigkeit, chemische Processe in anderen Körpern anzuregen, ohne selbst in nachweisbarer Menge gespalten zu werden. Kleine Mengen der Enzyme sind im Stande, verhältnissmässig grosse Mengen von Substanzen umzusetzen. Die Einwirkung der Enzyme ist von der Temperatur abhängig. Im Allgemeinen wird ihre Wirkung durch Kälte bei 0° C. verzögert und aufgehoben, ohne dass ihre Wirksamkeit vernichtet wird. In den mittleren Temperaturgraden erreichen sie ein Optimum ihrer Wirkung. In ihren Lösungen werden sie durch Siedehitze zerstört, während sie trocken über 100° C. unzersetzt erwärmt werden können. In ihrer chemischen Zusammensetzung stehen sie den Eiweissen nahe, doch besitzen sie nicht die Reaktionen derselben.

Zu den Enzymen des thierischen Körpers gehören:

a) Die Verdauungsfermente, welche in den Secreten der Verdauungsdrüsen des Darmes enthalten sind. Diese sind: 1. diastatische Fermente im Speichel, Pancreas und anderen Säften, durch welche Amylum in Zucker verwandelt wird; 2. eiweissspaltende Fermente im Magensaft (Pepsin) und Pancreassaft (Trypsin), durch welche Eiweisskörper in Peptone verwandelt werden; 3. fettspaltendes Ferment im Pancreas, durch welches Fett in Fettsäure und Glycerin zerlegt wird.

Diese Spaltungen finden unter Aufnahme von Wasser statt und werden daher hydrolytische genannt. Ob es ein zuckerspaltendes Ferment der Milchsäuregährung giebt, ist streitig.

b) Die congulirenden Fermente: 1. das Laabferment in den Laabdrüsen des Magens, welches das Caseïn der Milch ausfällt, und 2. das Fibrinferment, welches die Blutgerinnung bewirkt.

Die organisirten Fermentkörper kommen nicht als Bestandtheil des thierischen Organismus vor; sie gelangen aber zum Theil mit den Speisen in den Darmcanal und spielen daher bei den chemischen Processen daselbst eine gewisse Rolle. Zu ihnen gehören die Gährungs- und Fäulnisspilze. Gährungspilze sind die Hefe (Saccharomyces), welche Zucker in Alkohol und CO_2 spaltet, der Milchsäurepilz (Bacterium lactis), der Zuckerarten in Milchsäure zerlegt, und ein ähnlicher Pilz, welcher die Buttersäuregährung hervorruft. Diese Vorgänge sind an die Lebenseigenschaften der Mikroorganismen geknüpft. Es sind wenigstens bis jetzt keine Fermentsubstanzen aus den Pilzen dargestellt, welche dieselben Gährungen verursachen könnten. Dagegen enthält die Hefe einen Fermentkörper, das Invertin, welcher Zuckerarten in Dextrose verwandelt. Eine Invertirung von Zuckerarten kommt auch im Darme vor.

Die Fäulnissbakterien erregen die Fäulniss organischer Substanzen thierischer und pflanzlicher Gewebe. Es entstehen dabei Gase und übelriechende Zersetzungsproducte. In den unteren Abschnitten des Darmcanals spielt dieser Vorgang eine gewisse Rolle. Es bilden sich daselbst neben Gasen die fäcalen Substanzen, das Indol und Skatol.

Eine Anzahl von Mikroorganismen erzeugen innerhalb des thierischen Körpers pathologische Zustände (pathogene Mikroorganismen).

Sachregister.

A.

B.

C.

D.

H.

I.

N.

O.

T.

U.

V.

W.

X.

Z.



Hegar, Prof. Dr. A. [illegible] Prof. Dr. R., [illegible] Gynäkologie mit [illegible] gynäkologischen Untersu[illegible] lehre. Dritte gänzlich umgearbeitete und vermehrte A[illegible] Mit 248 in den Text gedruckten Holzschn. gr. 8. 1886. geh. 20 M.

Hersing, Dr. Fr., **Compendium der Augenheilkunde.** Siebente verbesserte Auflage. Mit 75 Holzschnitten und einer Farbentafel. 8. 1891. geh. 8 M.

Hirsch, Prof. Dr. A., **Handbuch der historisch-geographischen Pathologie.** Zweite vollständig neue Bearbeitung. Drei Abtheilungen. g[illegible] 8. [illegible] geh. 38 M.

Hoffa, Doc. Dr. Alb., **Tech**[illegible] Mit 29 theilweise farbigen Ab[illegible] 3 M.

Kaposi, Prof[illegible] [illegible]the[illegible] Mit 11 Holzsc[illegible] 2 [illegible] geh. 12 M.

Karewski, Dr. [illegible] **Kin**[illegible]**salters.** Mit 325 Ab[illegible]

Kaufmann, P[illegible] [illegible]**dbuc**[illegible] [illegible]**fallver-letzungen** [illegible]schen, [illegible]ischen und sch[illegible] Ä[illegible]rzte, [illegible]rungs-beamte [illegible] gr[illegible] 6 M.

Kehrer, Pr[illegible] L[illegible] [illegible]**erative** [illegible]**hülfe.** Mit 38 [illegible] gr. [illegible] 8 M.

Kobert, Prof. [illegible]omp[illegible] [illegible]**aktisch** [illegible]**ikologie** zum Gebr[illegible] [illegible] [illegible]d Stu[illegible] Dritte gänzlich [illegible] 32 T[illegible] 1894. geh. M. 80.

Kobert, Pr[illegible] [illegible]**rznei**[illegible]**gslehre** für Stu[illegible] [illegible] weit[illegible] [illegible]lage. Mit 121 [illegible] 7 M.

v. Krafft-Eb[illegible] [illegible]**chia**[illegible]**scher** Grundla[illegible] [illegible]sc[illegible] [illegible]ende [illegible]theil-weise u[illegible] [illegible]te [illegible] 189[illegible] 15 M.

v. Krafft-E[illegible] [illegible]r. R., **P**[illegible]**pathia sexualis** [illegible]nderer Berücks[illegible] [illegible]er conträren Sexualempfindung. Ein[illegible]nisch-forensische Studie. Achte vermehrte und theilweise umgearbeitete Auflage. gr. 8. 1893. geh. 10 M.

v. Krafft-Ebing, Prof. Dr. R., **Lehrbuch der gerichtlichen Psychopathologie.** Mit Berücksichtigung der Gesetzgebung von Oesterreich, Deutschland und Frankreich. Dritte umgearbeitete Auflage. gr. 8. 1892. geh. 12 M.

Kramer, Dr. A., **Grundriss der Geburtshülfe.** Ein Compendium für Studirende. Mit 36 Holzschnitten. 8. 1892. geh. 4 M.

…eg, Dr. R., **Atlas der Kehlkopf-Kra… …iten**, enthaltend 345 Figuren auf 37 Tafeln in Farbendruck u. 25 Zeichnungen. Nach der Natur gemalt, gezeichnet und erläutert. Hochquart. 1892. geb. 42 M.

Kunze, Dr. C. F., **Compendium der praktischen Medicin.** In zehnter Auflage neu bearbeitet von Kreisphysikus Dr. Schilling. 8. 1891. geh. 10 M.

Müller, Prof. Dr. P., **Die Krankheiten des weiblichen Körpers** in ihren Wechselbeziehungen zu den Geschlechtsfunctionen. In 23 Vorträgen dargestellt. gr. 8. 1888. geh. 13 M.

Neelsen, Prof. Dr. F., **Grundriss der pathologisch-anatomischen Technik** für praktische Aerzte und Studirende. gr. 8. 1892. 2 M. 40.

Perls, Prof. Dr. M., **Lehrbuch der allgemeinen Pathologie.** Für Studirende und Aerzte. Dritte Auflage herausgegeben von Prof. Dr. F. Neelsen. Mit 256 Holzschnitten und 29 Abbildungen auf 2 Tafeln in Farbendruck. gr. 8. 1894. geh. 17 M.

Peyer, Dr. Alex., **Atlas der Mikroskopie am Krankenbette.** 100 Tafeln, enthaltend 137 Abbildungen in Farbendruck. Dritte Auflage. In Ganzleinen gebunden. gr. 8. 1891. 16 M.

Politzer, Prof. Dr. A., **Lehrbuch der Ohrenheilkunde** für praktische Aerzte und Studirende. Dritte, gänzlich umgearbeitete Auflage. Mit 331 Holzschnitten. gr. 8. 1893. geh. 15 M.

Runge, Prof. Dr. M., **Die Krankheiten der ersten Lebenstage.** Zweite umgearbeitete und vermehrte Auflage. 8. 1893. geh. 7 M.

Schwalbe, Dr. Julius, **Grundriss der speciellen Pathologie und Therapie.** Für Studirende und Aerzte. Mit 34 Holzschnitten und 1 lithogr. Tafel. 8. 1893. geh. 14 M.

Toldt, Prof. Dr. Carl, **Lehrbuch der Gewebelehre mit vorzugsweiser Berücksichtigung des menschlichen Körpers.** Mit einer topographischen Darstellung des Faserverlaufs im Centralnervensystem von Prof. Dr. O. Kahler. Dritte Auflage. Mit 210 Holzschnitten. gr. 8. 1888. geh. 15 M.

Veit, Doc. Dr. J., **Gynäkologische Diagnostik.** Zweite Auflage. Mit 28 Holzschnitten. gr. 8. 1891. geh. 5 M.

v. Zeissl's, Prof. Dr. H., **Lehrbuch der Syphilis und der örtlichen** venerischen Krankheiten, neu bearbeitet von Doc. Dr. M. v. Zeissl. Fünfte Auflage. gr. 8. 1888. geh. 16 M

Zweifel, Prof. Dr. P., **Lehrbuch der Geburtshülfe** für Aerzte und Studirende. Dritte, vielfach umgearbeitete Auflage. Mit 247 Holzschnitten u. 3 Farbendrucktafeln. gr. 8. 1892. geh. 19 M.

Druck der Union Deutsche Verlagsgesellschaft in Stuttgart.







Date Due

